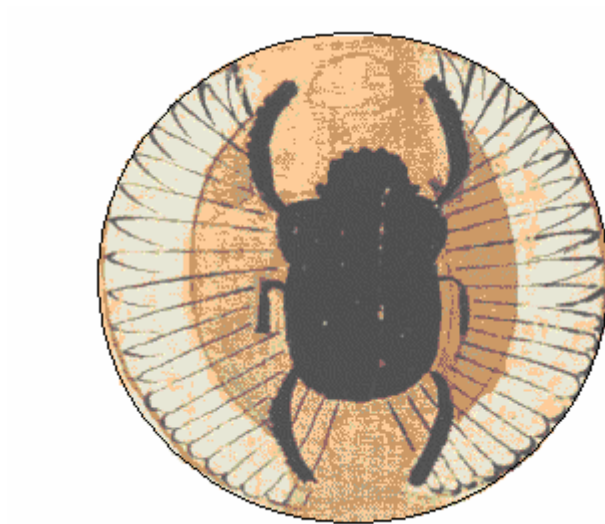


Aistit ja käyttäytyminen - Miten lantakuoriaiset löytävät lantaa?



PRO GRADU TUTKIELMA

Elina Rossi

Fysiologia

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Helsingin yliopisto

Elokuu 2006

Tiedekunta/Osasto - Fakultet/Sektion – Faculty Biotieteellinen tiedekunta		Laitos - Institution – Department Bio- ja ympäristötieteiden laitos	
Tekijä - Författare – Author Elina Marjatta Rossi			
Työn nimi - Arbetets titel – Title Aistit ja käyttäytyminen – Miten lantakuoriaiset löytävät lantaa?			
Oppiaine - Läroämne – Subject Fysiologia			
Työn laji - Arbetets art – Level Pro Gradu	Aika - Datum – Month and year Elokuu 2006	Sivumäärä - Sidoantal – Number of pages 67	
Tiivistelmä - Referat – Abstract			
<p>Tämän työn tarkoitus oli selvittää miten suomalaiset lantakuoriaiset löytävät tärkeimmän resurssinsa, lannan. Pyrin selvittämään tärkeimmän aistin lannan paikallistamisessa, mihin hajun osaan tai osiin lantakuoriaiset reagoivat sekä miten herkästi lantakuoriaiset aistivat lantaa.</p> <p>Lantakuoriaiset ovat tärkeä osa ekosysteemiä ja niitä on pitkään käytetty mallina populaatiotutkimuksessa. Aistitutkimukselle ne ovat mielenkiintoisia niiden resurssin laukuittaisuuden ja lyhytikäisyyden vuoksi. Resurssin ominaisuuksien takia lantakuoriaisten täytyy paikallistaa se nopeasti ja tehokkaasti. Käytin tutkimuksessani lantakuoriaisia (<i>Scarabaeoidea Laparosticti</i>), joita pyydystin kuoppa-ansoilla Viikin koetilan lehmälaitumilta. Lajit kuuluivat Suomessa yleisiin lantiaisiin, jotka edustavat <i>Aphodiidae</i>- heimoa.</p> <p>Selvittääkseni miten lantakuoriaiset lähestyvät lantaa, tarkkailin lantakuoriaisten lähestymiskäyttäytymistä luonnossa. Selvittääkseni näkö- ja hajuaistin tärkeyttä, eliminoin kerrallaan toisen aisteista ja tarkkailin miten tämä vaikutti lantakuoriaisten käytökseen. Lantakuoriaisen hajuaistin eliminoin leikkaamalla tuntosarvet ja näköaistin maalaamalla silmät. Selvittääkseni lantakuoriaisille houkuttelevat kemikaalit analysoin ensin hajua aiheuttavat, haihtuvat orgaaniset yhdisteet lehmän lannassa. Tämän jälkeen tarjosin lupaavia kemikaaleja lantakuoriaisille yksittäin ja erilaisina yhdistelminä kuoppa-ansoissa luonnossa. Lopuksi pyrin selvittämään hajuaistin herkkyyttä tarjoamalla pitkässä käytävässä erilaisia määriä lantaa eri etäisyyksien päästä ja katsomalla miten suuri osa vapauttamistani kuoriaisista suunnistaisi oikein.</p> <p>Havaitsin, että lantakuoriaiset lähestyvät lantaa lentäen matalalla vastatuuleen. Osa kuoriaisista lähestyi lentäen kapenevaa siksak-kuviota, toiset laskeutuivat välillä maahan orientoitumaan ja lähestyivät lantaa lyhyillä lentopyrähdyksillä. Hajuaistin eliminointi vaikuttaa merkittävästi lantakuoriaisten kykyyn paikallistaa lantaa, kun taas sokeat yksilöt löysivät lantaa yhtä hyvin kuin verrokkit. Kaikki saamani tulokset puolsivat hajuaistin merkitystä ehkä ainoana tärkeänä aistina lannan paikallistamisessa. Käyttämistäni lannan sisältämistä yksittäisistä hajukomponenteista ainoastaan butaanihappo houkutteli lantakuoriaisia, mutta yksilömäärät olivat pieniä.</p> <p>Hajuaisti yksin näyttäisi tutkimukseni perusteella ohjaavan lantakuoriaisia lannalle. Lähestymistaktiikat vaihtelevat mahdollisesti lajeittain tai osin jopa lajin sisällä. Kuoriaiset käyttävät paikallistamiseen ja lannan valintaan luultavasti useamman kemikaalin yhdistelmää, jossa butaanihappo voi olla yksi tekijä.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords lantakuoriainen, Aphodius, näköaisti, hajuaisti, lähestymiskäyttäytyminen			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Bio- ja ympäristötieteiden laitos, Helsingin yliopisto, Fysiologian käsikirjasto			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

SISÄLTÖ

1. JOHDANTO.....	5
1.1. Hajuaistin tehtävät.....	5
1.1.1. Feromonit.....	5
1.1.2. Muut semiokemikaalit	6
1.1.3. Hajulähteen paikallistaminen lennossa.....	7
1.2. Hajuaistin fysiologia.....	11
1.2.1. Tuntosarvet.....	11
1.2.2. Aistinkarvat.....	14
1.2.3. Hajumolekyylin vastaanottaminen, kuljetus ja hajotus.....	15
1.2.4. Signaalinvälitys, koodaus ja tulkinta.....	16
1.3. Hajuaistin herkkyys ja erottelukyky.....	18
1.4. Hyönteisten hajuaistitutkimuksen soveltaminen.....	19
1.5. Lantakuoriaiset.....	20
1.5.1. Lantakuoriaisten ekologia.....	20
1.5.2. Lantakuoriaisten haju- ja näköaistin fysiologia.....	24
1.5.3. Lantakuoriaisten tulevaisuus.....	25
2. TYÖN TARKOITUS.....	26
3. AINEISTO JA MENETELMÄT.....	27
3.1. Tutkimuksessa käytetyt lajit.....	27
3.2. Lähestymiskäyttäytymisen kuvaus.....	28
3.3. Aistien eliminointikoe.....	29
3.3.1. Käsiteltyjen yksilöiden käytöksen kuvaus.....	30
3.3.2. Käsiteltyt yksilöt ja ansat.....	31
3.4. Lannan hajun orgaaniset yhdisteet.....	32
3.4.1. Eri kemikaalien houkuttelevuus.....	33
3.4.2. Kokeet lennätyshäkissä.....	35
3.5. Lantakuoriaisten hajuaistin herkkyys.....	40
3.6. Tilastolliset menetelmät.....	41

4. TULOKSET.....	41
4.1. Lähestymiskäyttäytyminen.....	41
4.2. Haju- ja näköaistin merkitys lannan paikallistamisessa.....	44
4.3. Lannan hajun orgaaniset yhdisteet.....	48
4.4. Eri kemikaalien houkuttelevuus.....	50
4.5. Lantakuoriaisten hajuaistin herkkyys.....	51
5. TULOSTEN TARKASTELU.....	52
5.1. Lähestymiskäyttäytyminen.....	52
5.2. Haju- ja näköaistin merkitys lannan paikallistamisessa.....	54
5.3. Eri kemikaalien houkuttelevuus.....	56
5.4. Lantakuoriaisten hajuaistin herkkyys	57
6. YHTEENVETO.....	58
7. KIITOKSET.....	59
8. VIITELUETTELO.....	60

1. JOHDANTO

1.1. Hyönteisten hajuaisti

Hyönteisten maailma on täynnä erilaisia hajumolekyylejä, joista suurin osa on niiden kannalta irrelevantteja, mutta toisaalta toisten havaitseminen on niille elintärkeää. Tämän takia hyönteisille on kehittynyt erittäin selektiivinen, herkkä ja dynaaminen hajuaisti. Se palvelee ennen kaikkea parittelukumppanien sekä sopivan ravinnon löytämistä ja tunnistamista. Hajuaistin tehtävä on kemiallisten viestien havaitseminen ja tulkinta. Hajututkimuksissa suuri haaste on ollut määrittellä ärsyke ja biologisesti merkittävät hajut. Kemiallisten analyysien, elektrofysiologisten kokeiden ja käyttäytymiskokeiden perusteella on pystytty määrittelemään joitakin hajumolekyylejä, joiden havaitsemiseksi hyönteisille on kehittynyt reseptoreita (Mustaparta & Masson 1990, Mustaparta 2002, Cunningham ym. 2006).

1.1.1. Feromonit

Feromonit ovat yksi semiokemikaalien luokista. Semiokemikaaleiksi luokitellaan kaikki hajut, joita käytetään kommunikaatiossa ja jotka laukaisevat tiettyjä käyttäytymismalleja organismeissa. Feromonit puolestaan määritellään aineiksi, joita yksilö erittää ulkopuolelleen ja joita toinen saman lajin yksilö vastaanottaa, laukaisten samalla vastaanottajassa tietyn reaktion. Tehtävästä riippuen feromonit voidaan jakaa ainakin sukupuoli-, aggregaatio- ja jäljitysferomoneiksi. Yli tuhannen hyönteislajin käyttämät feromonit on jo määritelty (Mustaparta 2002).

Hajuaistin tärkeimpiä tehtäviä on auttaa hyönteisiä löytämään lajikumppaneita lisääntymistä varten. Monet hyönteiset tuottavat erityisiä sukupuoliferomoneja, jotka houkuttelevat vastakkaista sukupuolta. Eräiltä kuoriaisilta (*Anomala octiescostata* ja *Anomala cuprea*) on löydetty samalle sukupuoliferomonille herkkiä hajureseptorineuroneita kummankin sukupuolen antenneista, jolloin sekä koiraat että naaraat pystyvät havaitsemaan saman feromonin (Nikonov ym. 2002). Sukupuoliferomonit jaetaan kahteen luokkaan niiden vaikutusmatkan mukaan;

pitkänmatkan signaaleilla houkutellaan kumppaneita kaukaa ja lyhyenmatkan signaalit säätelevät lähinnä soidinkäyttäytymistä (Hartlieb & Anderson 1999).

Monen hyönteislajin koiraat ja naaraat tuottavat aggregaatioferomonia. Aggregaatioferomoni houkuttelee lajin muita yksilöitä saapumaan erittäjän luokse. Saamalla suuren määrän naaraita ja koiraita samaan paikkaan, hyönteiset parantavat parittelumahdollisuuksiaan ilman sukupuoliferomoneja. Toinen aggregaation hyöty saavutetaan kohdistetulla hyökkäyksellä isäntäeliötä vastaan. Tällä tavoin esimerkiksi kaarnakuoriaiset (suvut *Tomicus*, *Dendroctonus*, *Ips* ja *Pityogenes*) saavat ryhmätua isäntäkasvin nujertamiseksi (Hartlieb & Anderson 1999).

Feromoneja käytetään myös monenlaiseen muunlaiseen viestintään. Feromoneilla voidaan varoittaa muita lajin edustajia hyökkäyksestä ja monien hyönteislajien naaraat valitsevat munintapaikan aistimalla houkuttelevia tai karkottavia feromoneja. Erityisesti sosiaaliset hyönteiset kommunikoivat keskenään feromonien avulla. Yhdyskuntahyönteiset erottavat kuningattaren ja työläiset toisistaan feromonien avulla. Ne pystyvät myös mahdollisesti tunnistamaan sukulaisiaan ja oman yhdyskunnan jäseniä. Feromoneilla voidaan myös merkitä reittejä esimerkiksi ravintolähteelle (Hartlieb & Anderson 1999).

1.1.2. Muut semiokemikaalit

Semiokemikaalit jaetaan edelleen kairomoneiksi, allomoneiksi ja synomoneiksi riippuen siitä, kuka aineista hyötyy. Kairomonit hyödyttävät vastaanottajaa, mutteivät erittäjää. Kairomoneja ovat esimerkiksi monet kasvien erittämät hajut, joita kasveja ravinnokseen käyttävät lajit eli fytofaagit käyttävät kasvien löytämiseen (Karg & Suckling 1999, Nikonov ym. 2002). Signaalit voivat kulkea myös eri lajien välillä. Jotkin hyönteisen erittämät feromonit saattavat esimerkiksi houkutella paikalle sen saalistajia tai loisia, joka aiheuttaa ymmärrettävästi ongelmia erittäjälle (Mustaparta & Masson 1990).

Osa kasveista on vuosien saatossa kehittänyt itselleen aseeseen hajun, joka karkottaa niiden tuhohyönteisiä. Tällainen haju luokitellaan allomoniksi, koska se hyödyttää sen erittäjää, muttei vastaanottajaa (Mustaparta & Masson 1990, Karg & Suckling 1999).

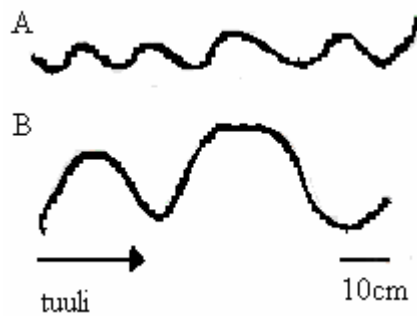
Jotkut kasvit puolestaan houkuttelevat hyönteisiä, esimerkiksi pölyttämään kukintojaan, tuottamalla hajuja, jotka muistuttavat hyönteisten itsensä erittämiä hajuja. Molempia osapuolia hyödyttävänä tällainen aine luokitellaan synomoniksi (Mustaparta & Masson 1990, Karg & Suckling 1999).

On myös vaikeammin tulkittavia tapauksia, joissa hyötyjä on vaikea tarkasti määrittellä. Esimerkiksi hämähäkit (*Araneae Thomisidae*), jotka saalistavat kukissa, löytävät sopivat saalistuspaikat kukan hajukomponentin avulla (Krell & Krämer 1998). Eräät lantakuoriaiset taas käyttävät hyväkseen tiettyä kemikaalia löytääkseen mahdollisesti juuri menehtyneen tuhatjalkaisen jäänteet. Aine paljastui tuhatjalkaisten puolustukseen käyttämäksi kemikaaliksi, jolla ne yleensä pystyvät karkottamaan vihollisensa. Kun jokin saalistaja tarttuu tuhatjalkaiseen, se päästää ilmoille pahanhajuista eritettä, joka saa useimmat saalistajat luovuttamaan. Kuoriaiset käyttävät hyväkseen tätä hajua löytääkseen hyökkäyksen kohteeksi joutuneen saaliin, joka on mahdollisesti loukkaantunut (Krell ym. 1999, Krell 2004, Schmitt ym. 2004).

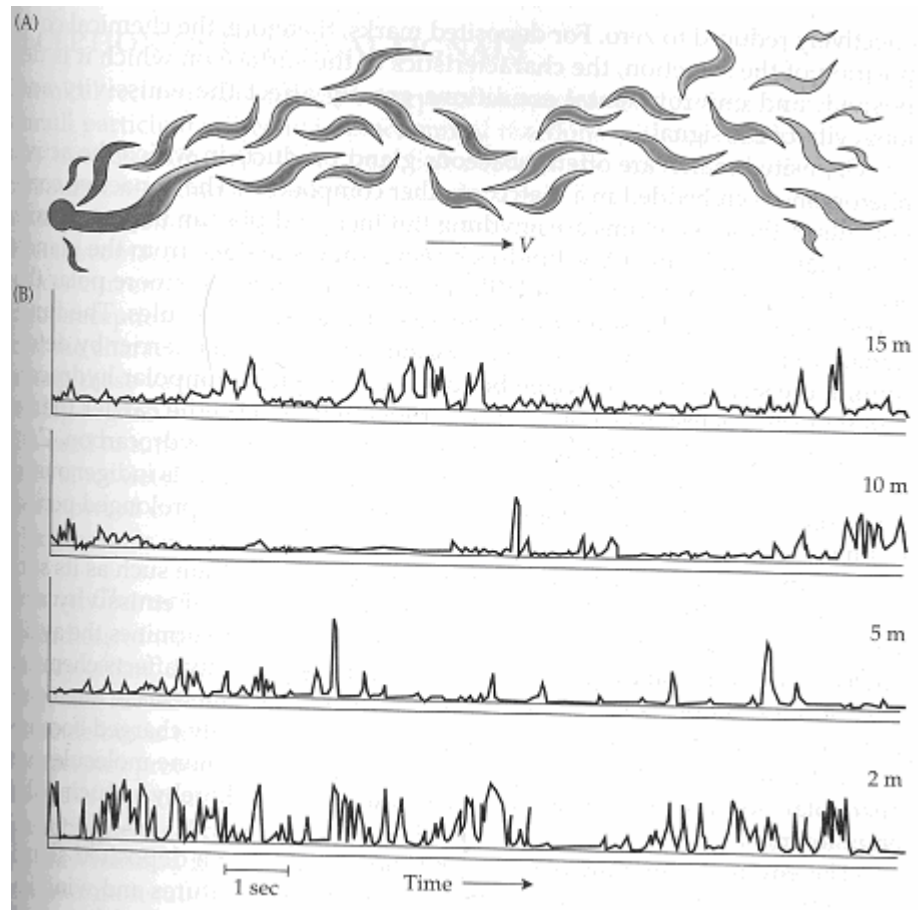
1.1.3. Hajulähteen paikallistaminen lennossa

Hyönteisten kyky lentäessä paikallistaa hajulähteitä on niiden hajuaistin ehkä suurin saavutus. Jotta lähde voidaan paikallistaa, hyönteisen on havaittava kemiallinen viesti ja pystyttävä aistimaan ilmanvirtaus, jonka mukana haju kulkee. Lentävät hyönteiset käyttävät sekä karvojen, että tuntosarviensa mekanosensorista poikkeamaa tarkkaillessaan nopeuttaan ja suuntaansa ilmassa. Näköhavaintojen avulla ne pystyvät paikallistamaan itsensä ympäristössään yrittäessään löytää hajulähteen luo. Nykytietämyksen mukaan kaksi mekanismia ohjaa hyönteisten lentokäytöstä: hajun, visuaalisen ja mekanoreseptorisen orientaation avulla saatu kuva tuulen suunnasta, sekä hajun aktivoimat

vaistonomaiset sisäänrakennetut siksakkimaiset lentoradat (kuva 1, Willis 2005). Hakuorientaatiota kontrolloi informaatio, joka on tallennettu geneettisesti, idioeteettisesti tai oppimisen kautta, ja joka on saatu sisäisten ja ulkoisten sensoristen järjestelmien kautta (Bell 1985). Hajujäljen seuraaminen ulkona turbulentissa ilmanvirtauksessa on haastavaa hajun pitoisuusvaihtelujen takia. Ulkona tehdyt emissiomittaukset vahvistavat ilmassa kulkevien hajusignaalien piikikkään ja laikukkaan luonteen (kuva 2, Bradbury & Vehrencamp 1998).



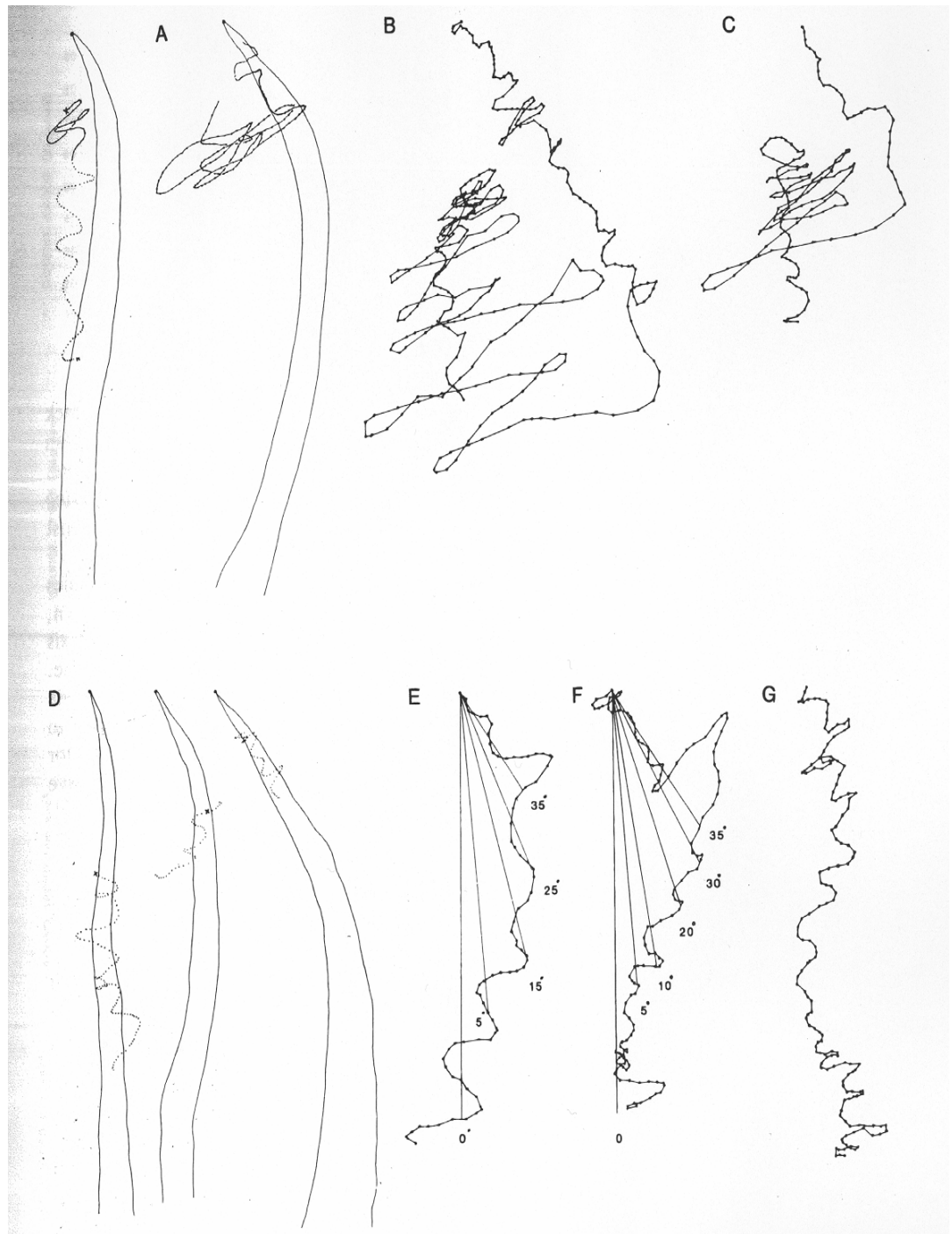
Kuva 1. Hyönteisten hajunseurantajälkiä tuulitunnelikokeessa. Jälki A kuvaa kävelevää koirastorakkaa (*Periplaneta americana*), joka seuraa naaraan sukupuoliferomonia 25 cm/s tuulessa. Jälki B kuvaa lentävää koirasperhosta (*Manduca sexta*), joka seuraa naaraan sukupuoliferomonia 100 cm/s tuulessa. Tuuli tulee kuvassa vasemmalta. Williksen mukaan, 2005.



Kuva 2. Kemikaalin kulkeutuminen turbulentissa ilmavirrassa. (A) Kaavamainen piirros hajun kulkeutumisesta turbulentissa virtauksessa. Piirroksessa näkyy sekä hajuläiskien pitkulainen muoto, että koko hajujäljen aaltoileva ja kiemurainen eteneminen. (B) Pitoisuusvaihteluita oikeassa kemikaalijäljessä. Vaihteluita mitattiin 2, 5, 10 ja 15 metrin päästä alatuuleen lähteestä, joka oli jatkuva emissio ioneita. Aineisto kerättiin avoimella pellolla pilvisenä päivänä 5 m/s tuulella ilman vertikaalista lämpötilagradienttia. Bradburyn ja Vehrencampin mukaan, 1998.

Lentokäyttäytymistä on tutkittu paljon perhosilla ja erityisesti koirasperhosilla, jotka seuraavat naaraan sukupuoliferomonia tuulitunnelissa. Eräässä harvinaisemmassa luonnossa tehdyssä tutkimuksessa seurattiin *Lymantria dispar* –perhosen lentorataa, jossa havaittiin sen lentävän hajurintamassa kapeaa siksakkuviota. Kun perhonen kadotti hajun, se lensi edestakaisin tuulirintamassa, kunnes löysi taas hajujäljen. Tämä käytös vastaa tuulitunnelikokeissa (kuva 3) erilaisilla perhosilla saatuja tuloksia (Dusenbery 1992, Bradbury & Vehrencamp 1998). Siksakkauksessa, jota hyönteiset käyttävät hajujäljen seuraamiseen, vuorottelevat käännökset tehdään alle 180° -kulmissa niin, että hyönteinen liikkuu joko eteen- tai taaksepäin. Etsiessään hajurintamaa hyönteiset puolestaan tekevät käännöksiä

noin 180°-kulmassa siten, että hyönteinen ei etene eteen- eikä taaksepäin. Tämä hakulento muistuttaa kyljellään makaavaa kahdeksikkoo (Kennedy 1983).



Kuva 3. Kuvassa on koirasperhosen (*Grapholita molesta*) lentoratoja sen jäljittäessä naaraan sukupuoliferomonia vastatuuleen. Kuvassa A vasemmalla perhonen seuraa hajurintamaa, kunnes hävittää sen kohdassa, missä hajujälki muuttuu yhtenäiseksi viivaksi (hajurintama sijaitsee kahden viivan välillä). Oikealla näkyy, miten perhosen etsiessä hajurintamaa siksak-kuvio levenee, kunnes perhonen löytää rintaman ja kuvio kapenee uudelleen. Kuvissa B ja C näkyy perhosten lentokuvioita niiden kadotettua hajurintaman kokonaan. Kuvassa D on vastaavanlainen tilanne kuin kuvassa A, mutta tässä koiras seurasi hajurintamaa lentäen pientä siksakkia rintaman keskellä. Kuvissa E-G näkyy perhosen lentokuvio, kun hajurintamaa siirrettiin asteittain oikealle yhteensä 35°. Kuvissa E ja F siirtyvä hajurintama on merkitty suorilla viivoilla. Bakerin ja Haynesin mukaan, 1987.

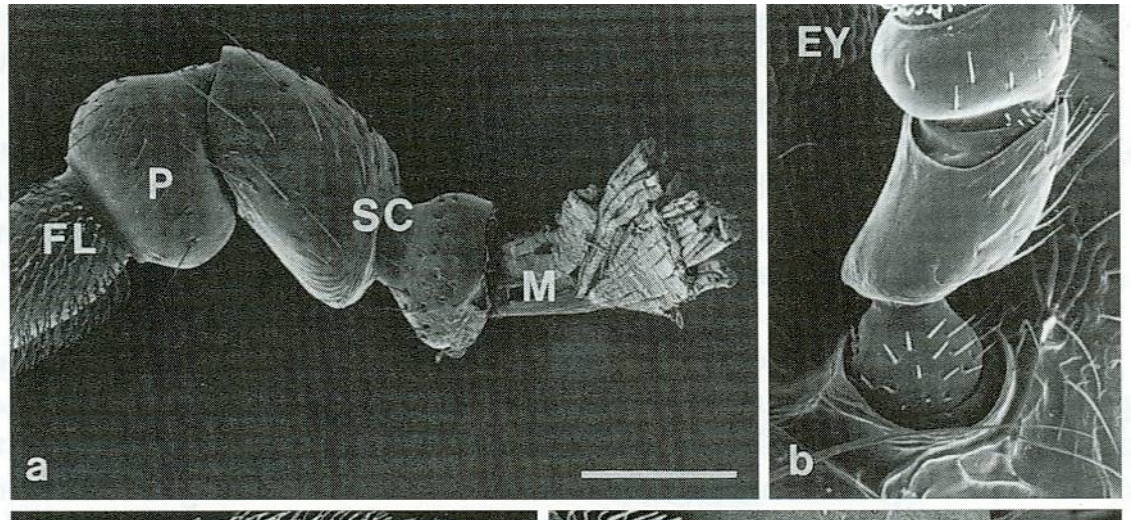
1.2. Hajuaistin fysiologiaa

Hyönteisten hajuelin koostuu parista päässä sijaitsevasta ulokkeesta eli tuntosarvesta ja niiden pinnalla sijaitsevista aistinkarvoista. Tuntosarvet ovat hyönteisten tärkein aistinelin. Tuntosarvissa on sensorit hajun lisäksi maun, mekaanisen kosketuksen, lämmön, äänen, kosteuden ja joillakin jopa hiilidioksidin aistimista varten. Tuntosarvi on ajatellaan olevan pari muuntuneita ja erilaistuneita jalkoja (Bradbury & Vehrencamp 1998, Hansson 1999).

1.2.1 Tuntosarvet

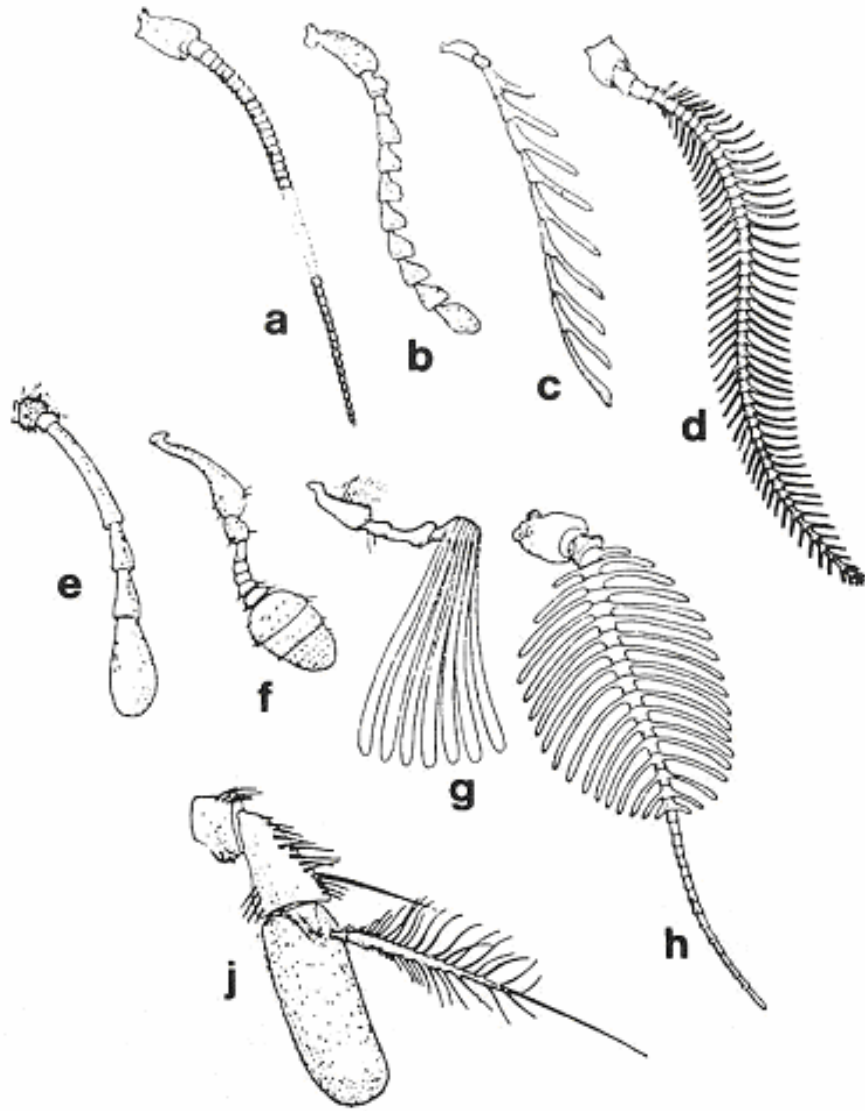
Tuntosarvi on todistettu olevan hyönteisten tärkein hajuelin vasta 1956, jolloin elektroantennogrammin avulla pystyttiin mittaamaan koiraskehrääjäperhosen (*Bombyx mori*) tuntosarvista sähköinen vaste naarasperhosen sukupuoliferomoniin (Keil 1999). Hyönteisten tuntosarvi on muotoa vaihtelee suuresti. Korkeammilla hyönteisillä (siipikantaiset) ne voidaan jakaa kolmeen eri osaan (kuva 4):

1. Ensimmäinen segmentti eli *scapus*, joka on kiinni pääkapselissa sekä elastisen membraanin avulla, että pallonivelellä, jota hyönteinen pystyy liikuttamaan neljällä lihaksella.
2. Keskimmäinen segmentti eli *pedicellus*, joka on kiinni scapuksessa elastisella membraanilla ja jota voidaan liikuttaa kahdella lihaksella. Pedicelluksessa on Johnstonin elin, joka sisältää mekaanisiin ärsykkeisiin reagoivia aistinsoluja.
3. Pitkä *flagellum* muodostaa suurimman osan tuntosarvesta ja siinä on suuri osa aistinkarvoista. Flagellum on jakautunut useisiin *flagellomereihin* tai *annuluksiin*. Sitä ei liikuteta lihaksilla, vaan passiivisesti pedicelluksen avulla.



Kuva 4. Tulimuurahaiskoiraan (*Solenopsis invicta*) tuntosarven alaosa. Kuvassa a näkyy scapus (SC), lihaksia (M), pedicellus (P) ja alin flagellomeri (FL). Kuvassa b näkyy, miten tuntosarvi kiinnittyy tulimuurahaisen päähän palloniveellä (EY = silmä). Mittapalkki kuvan alareunassa: 100µm. Keilin mukaan, 1999.

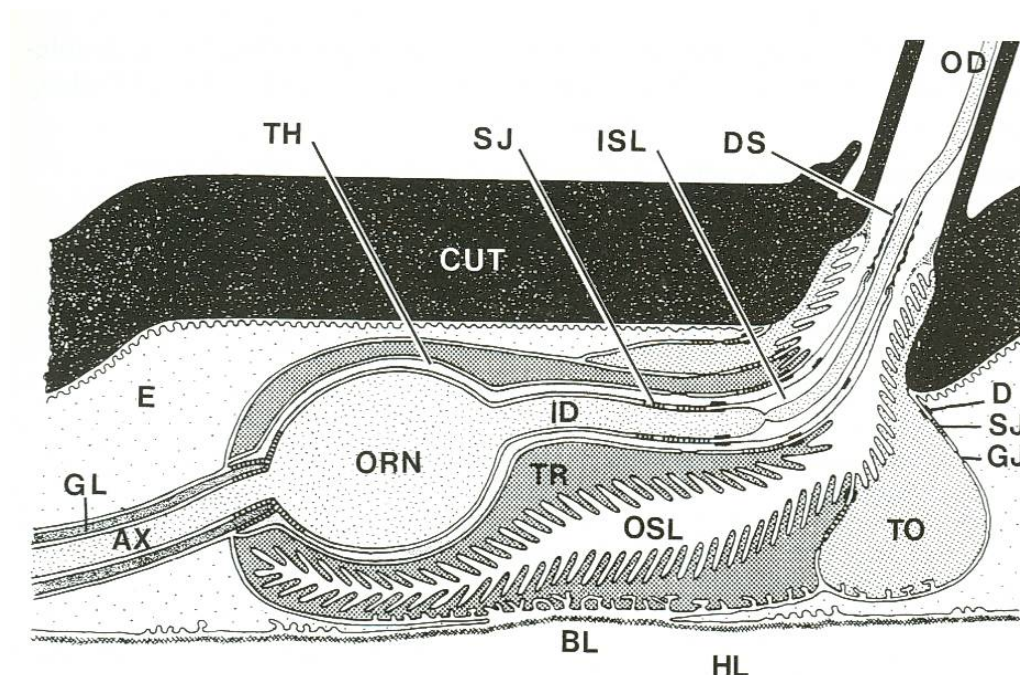
Tuntosarvien koko ja muoto vaihtelevat niiden käyttötarkoitusten ja käytännöllisyyden mukaan. Suurimmalla osalla hemimetabolisista hyönteisistä on siimanmuotoiset tuntosarvet. Jotta tällaisiin tuntosarviin saisi mahtumaan paljon aistinkarvoja, niiden täytyy olla pitkät. Esimerkiksi torakoilla voi olla todella pitkät tuntosarvet, joihin saattaa mahtua tuhansia aistinkarvoja. Suorat tuntosarvet ovat käytännölliset, kun kuorenvaihto tapahtuu useasti. Aikuisilla holometabolisilla hyönteisillä voi olla hyvinkin haarautuneita tuntosarvia, sillä niiden ei tarvitse kuoriutua kuin kerran, kotelosta ulos tullessaan. Muutamilla Coleoptera-heimon hyönteisillä flagellomerit muodostavat sahamaisia tai sulkamaisia ulokkeita, joihin mahtuu valtavia määriä aistinkarvoja. Toinen tapa kasvattaa tuntosarven pinta-alaa on tuntosarven päässä oleva pallo- tai nuijamainen laajentuma. Tuntosarvet voivat olla myös nivelikkäät (kuva 5, Keil 1999).



Kuva 5. Erilaisia hyönteisten tuntosarvia. Kuvat eivät ole samassa mittasuhteessa; jokaisen tuntosarven pituus on annettu millimetreissä. a. *Gryllotalpa gryllotalpa* (Saltatoria: Gryllotalpidae): 10mm. b *Lacon murinus* (Coleoptera: Elateridae): 3mm. c *Corymbites pectinicornis* (Coleoptera: Elateridae): 8mm. d *Cerura* (=Dicranura) *vinula* naaras (Lepidoptera: Notodontidae): 8mm. e *Cimbex connata* (Hymenoptera: Cimbicidae): 7mm. f *Blastophagus* (= Meylophilus) *piniperda* (Coleoptera: Scolytidae): 0,6mm. *Melolontha melolontha* (Coleoptera: Scarabaeidae): 2mm. h *Zeuzera pyrina* (Lepidoptera: Cossidae): 9mm. j *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae): 1,5mm. Keilin mukaan, 1999.

1.2.2. Aistinkarvat

Aistinkarvat ovat pienin toiminnallinen yksikkö hyönteisten hajuelimissä. Aistinkarvat koostuvat yhdestä tai useammasta bipolaarisesta hajureseptorineuronista, joiden ympärillä on apusoluja, jotka muodostavat kutikulan, subkutikulan ja gliasolut (kuva 6).



Kuva 6. Yksinkertaistettu kuva aikuisen hyönteisen aistinkarvasta. Kuvassa näkyy hajureseptorineuroni (ORN), aksoni (AX), tyvikalvo (BL), kutikula (CUT), desmosomeja (D), dendriitin tuppi (DS), epidermis (E), aukkoliitoksia (GJ), gliasoluja (GL), hemolymfa (HL), dendriitin sisäosa (ID), aistinkarvan sisäinen lymfa (ISL), dendriitin ulko-osa eli "ripsidendriitti" (OD), aistinkarvan ulkoinen lymfa (OSL), septaattiliitos (SJ, eng. septate junction), kotelosolu (TH, eng. thecogen cell), tormogeenisolu (TO, eng. tormogen cell), trikogeeni- eli apusolu (TR, eng. trichogen cell). Keilin mukaan, 1999.

Hajureseptorineuronien dendriitit ovat erikoistuneet kemialliseen detektioon ja aksonit neuronaaliseen signalointiin. Neuronien määrä vaihtelee aistinkarvan tyypin ja sijainnin mukaan, kun taas apusolujen määrä on suhteellisen vakio. Apusolut toimittavat kahta tärkeää tehtävää: ne muodostavat kutikulan hyönteisen kehitysvaiheessa ja tarjoavat myöhemmin oikeanlaisen kemiallisen ympäristön hajusoluille. Aistinkarvat jaotellaan niiden seinämien rakenteen mukaan kolmeen ryhmään: seinämäreiällisiin (yleensä hajusoluja), kärkeireiällisiin (yleensä makusoluja) ja reiättömiin (joko mekaanisia- tai lämpö/kosteusreseptoreita) aistinkarvoihin (Keil 1999, Jacquin-Joly & Merlin 2004).

Aistinkarvoista lähtevät aksonit kerääntyvät yhteen kimpuiksi ja yhtyvät lopulta antennihermoihin. Yksittäisissä hajuaksoneissa ei yleensä ole gliasoluja, mutta ison kimpun ympärillä on yhteinen gliasolukerros. Yleisesti jokaisessa tuntosarvessa on kaksi hermoa. Nämä kaksi hermoa yhtyvät tuntosarven juurella ennen kuin ne jatkuvat aivoihin. Fylogeneettisesti vanhemmilla hyönteisillä tuntosarviin tulee hemolymfa erityisten antennivaltimoiden kautta, jotka lähtevät suoraan dorsaalista suonesta. Tämä yhteys katoaa fylogeneettisesti aikaisin ja tilalle on kehittynyt pieni laajentuma tuntosarviin juureen, jonne hemolymfa tulee suoraan ruumiinontelosta. Joillakin tässä laajentumassa on lihaksia, jotka muodostavat erityisen ”antennisydämen”, jonka avulla hemolymfa pumpataan tuntosarviin (Keil 1999).

1.2.3. Hajumolekyylin vastaanottaminen, kuljetus ja hajotus

Hajumolekyylit adsorptoituvat antennien kutikulan pinnalle, jonka jälkeen ne kulkeutuvat diffuusion avulla aistinkarvan sisälle karvan pinnassa olevista pienistä rei’istä. Se, miten hajumolekyylit kulkevat aistinkarvan lymfan läpi hermosolujen reseptoreille ei ole vielä aivan tarkkaan tunnettua. Lymfa ei ole pelkästään ioniliuos, vaan proteiinipitoinen neste, jossa on millimolaarisia pitoisuuksia hajumolekyylejä sitovia proteiineja (olfactory binding protein, OBP). Hajumolekyylit ovat epävakaita ja hydrofobisia, joten OBP:t myös suojelevat niitä hajoamiselta ja toimivat siten esiselektiivisinä komponentteina. Aminohappohomologian perusteella proteiinit on jaettu karkeasti kolmeen luokkaan: feromoneja sitovaan (pheromone binding protein, PBP) sekä kahteen yleisesti hajumolekyylejä sitovaan (general olfactory binding protein, GOBP I ja II) ryhmään. PBP:ien homologia on suhteellisen pientä, mutta kaikkien primaarisissa rakenteissa on globulaaristen proteiinien piirteitä, kaksi hydrofobista osaa, jotka saattavat muodostaa suojaosan kiinnittymiskohdan feromoneille. PBP:t liuottavat luultavasti feromonit muodostamalla PBP-feromoni-komplekseja. Näiden kompleksien avulla feromonit pystyvät matkaamaan aistinkarvan pinnalta hajureseptorille (Stengl ym. 1999, Jacquín-Joly & Merlin 2004). Muutamia proteiineja on tunnistettu varmuudella PBP:ksi ja GOBP:ksi sekä koiperhosilla että hedelmäkärpäksillä (*Drosophila*). Hajureseptoriproteiinit ovat G-

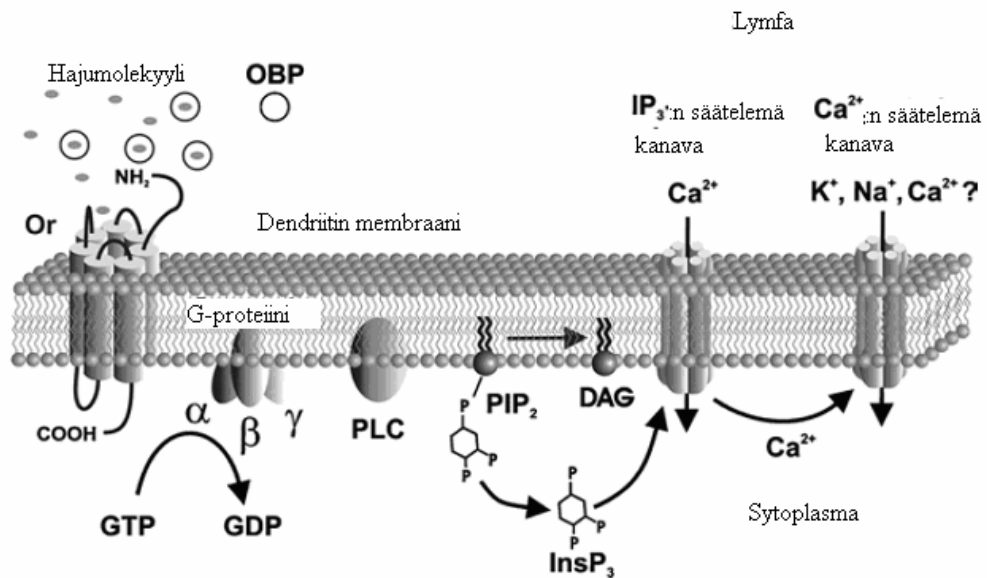
proteiinikytkentäisiä kalvoproteiineja, jotka sijaitsevat dendriitissä. Niillä on kaksi tärkeää roolia. Ensinnäkin niiden avulla eri hajut voidaan erottaa toisistaan, sillä vain solut joissa on sopivia reseptoreita reagoivat ärsykkeeseen. Toiseksi ne välittävät kemiallisen signaalin solun ulkoisesta tilasta solun sisälle sitoutumalla ligandiin tai agonistiin (Mustaparta 2002, Jacquin-Joly & Merlin 2004).

Kun hajumolekyylit ovat olleet interaktiossa dendriittien kanssa, molekyylit pitää nopeasti deaktivoida ja poistaa, jotta seuraavien aistimusten tarkkuus säilyisi. Deaktivaatio tapahtuu luultavasti hajuja hajottavien entsyymien (odor degrading enzyme, ODE) avulla. ODE:t ovat liukoisia solun ulkoisia kalvokiinnitteisiä ja solun sisäisiä sytosolisia entsyymeitä, jotka osallistuvat ligandin hajotukseen sen oltua yhteydessä reseptoreihin (Stengl ym. 1999, Mustaparta & Masson 1990, Jacquin-Joly & Merlin 2004).

1.2.4. Signaalinvälitys, koodaus ja tulkinta

Hajureseptorineuronit reagoivat spesifiseen kemialliseen ärsykkeeseen reseptoripotentiaalilla, joka nousee nopeasti maksimitasolle ja laskee hitaasti ärsykkeen loputtua. Nämä potentiaalimuutokset aikaansaavat sarjan aktiopotentiaaleja, jotka välittävät tietoa hajun laadusta, määrästä ja kestosta aivoihin. Mekanismit, jotka muuntavat ulkoisen kemiallisen signaalin sähköisiksi reaktioiksi, ovat vielä toistaiseksi heikommin tunnettuja hyönteisillä kuin selkärangaisilla. Hajumolekyylin sitoutuminen dendriitin kalvoproteiinille aikaansaa G-proteiinin aktivaation, joka johtaa toisiolähettilien kautta ionikanavien aukeamiseen ja paikalliseen depolarisaatioon (kuva 7). Lopulta tämä aikaansaa aktiopotentiaalin hermosolussa. G-proteiinit ovat heterotrimeerejä, joissa on α , β , ja γ alayksiköt. Reseptorimolekyylit ovat siis tyypillisiä G-proteiini-kytkentäisiä 7TM (seitsemänä alfa-kierteenä solukalvon läpäiseviä) reseptoreita, aivan kuten selkärangaisillakin. Tämänhetkisen hypoteesin mukaan PLC–InsP3 reaktioketju on pääreitti hyönteisten hajureseptorineuronien signaalivälityksessä. Eräillä lajeilla on sekä PLC-IP3 että adenylaattisykloasipolku käytössä. Koska hyönteisten hajuaisti on niin tarkka, kalvoproteiineja täytyy olla paljon erilaisia. *Drosophila melanogasterin* kaikki hajureseptorit on lähivuosina selvitetty ja

lisäksi ainakin 12 muusta hyönteislajista on tunnistettu reseptorikandidaatteja (Jacquin-Joly & Merlin 2004, Fox ym. 2002, Rützler & Zwiebel 2005).



Kuva 7. Hypoteettinen polku hajuvälitykselle hyönteisten hajuneuroneissa. Ligandi sitoutuu hajureseptoriin (Or), joka aktivoi G-proteiinin, mikä puolestaan aktivoi fosfolipaaasi C:n (PLC). PLC välittää PIP2:n (inositol-4,5-bifosfaatti) hydrolyysiä InsP3:ksi (inositol-1,4,5-trifosfaatti) ja DAG:ksi (diasyyliglyseroli). Tästä seuraavat reaktiot johtavat ionikanavien aukeamiseen ja kalvon depolarisaatioon. Jacquin-Jolyn & Merlinin mukaan, 2004.

Tämänhetkisten tietojen perusteella uskotaan, että hyönteisten hajusoluissa syntyy reseptoripotentiaali seuraavasti: hajuaine aktivoi G-proteiineja, mitkä puolestaan aktivoivat fosfolipaaasi C:n (PLC). PLC välittää PIP2:n (inositol-4,5-bifosfaatti) hydrolyysiä InsP3:ksi (inositol-1,4,5-trifosfaatti) ja DAG:ksi (diasyyliglyseroli). Uudemman teorian mukaan OBP:t saattavat sitoutua myös erityisiin aistihermokalvoproteiineihin (sensory neuron membrane protein, SNMP). Perinteiset hajureseptorit (olfactory reseptor, Or) ovat fysikaalisessa yhteydessä 83b-perheen Or:ien kanssa, joita esiintyy suurimmassa osassa hajureseptorineuroneita. Or83b-perheen proteiinit helpottavat perinteisten Or:ien liikennettä dendriitin kalvolle ja saattavat myötävaikuttaa signaalivälityksessä. Heterotrimeerisen G-proteiinin täydellinen aktivaatio saattaa tarvita perinteisen Or:n, Or83b-perheen proteiinin ja mahdollisesti muitakin molekyylejä. G-proteiinin aktivaatiosta seuraavat reaktiot johtavat ionikanavien aukeamiseen ja membraanin depolarisaatioon (Jacquin-Joly & Merlin 2004, Rützler & Zwiebel 2005).

1.3. Hajuaistin herkkyys ja erottelukyky

Hyönteisten hajuaistin on todettu olevan todella herkkä. Silkkiperhosen hajureseptorineuronit (*Bombyx mori*) reagoivat jopa yhteen molekyyliin niin, että sen aiheuttama muutaman millisekunnin kestävä reaktio pystytään mittaamaan (Minor & Kaissling 2003). Alle kuuden molekyylin määrä sukupuoliferomonia saa aikaan reaktion myös yöperhosella (*Spodotera littoralis*). Tällaista hajuerottelukykyä on mitattu laittamalla eläviin hyönteisiin antureita, jotka mittaavat sydämen sykenopeutta. Lähes yhtä vaikuttavia herkkyystasoja havaittiin kasvien hajujen kanssa, jolloin noin 10 molekyyliä sai aikaan sykkeen taajuuden muutoksen *S. littoralis*- yöperhosella. Näin pienillä pitoisuustasoilla ei ilmeisesti ole vielä havaittavissa muutoksia käytöksessä. Sydämen sykkeen kohoaminen selittyikin luultavasti sillä, että hajuaaine saa hyönteiset terästäytymään, jolloin ne ovat valmiimpia helpommin havaitsemaan korkeampia pitoisuuksia ja reagoimaan käytöksellään (Angioy ym. 2003).

Hyönteisillä on havaittu olevan kahdentyyppisiä hajusoluja: generalisteja ja spesialisteja. Generalistisolut reagoivat useisiin eri aineisiin, kun taas spesialistit vain yhteen (Mustaparta & Masson 1990, Inouchi ym. 1988). Japanilaisessa tutkimuksessa paikalliselta lantakuoriaiselta (*Geotrupes auratus*) löydettiin myös kahdentyyppisiä soluja: soluja, jotka reagoivat 2-butanoniin, p-kresoliin, fenoliin, indoliin ja skatoliin, sekä soluja, jotka reagoivat pelkästään 2-butanoniin. Kuoppapyydysten avulla havaittiin, että aineet eivät yksinään houkutelleet kuin satunnaisia yksilöitä, mutta yhdessä tarjottuna ne houkuttelivat saman verran kuoriaisia kuin oikea lanta. Tästä pääteltiin, että *Geotrupes auratus* saattaa etsiä lantaa 2-butanonin avulla ja muut kemikaalit ohjaavat sen käytöstä vasta, kun se saapuu lannan läheisyyteen (Inouchi ym. 1988).

Hajusolujen erottelukyky perustuu erilaisten reseptorimolekyylien määrään ja tyypeihin, kuten muissakin kemikaaleja vastaanottavissa systeemeissä (Mustaparta & Masson 1990). Esimerkiksi hedelmäkärpästen (*Drosophila*) hajuaisti reagoi valtavaan määrään eri hajuja (Huotari 2004). Myös erilaisten hermosolujen määrä vaikuttaa merkittävästi hyönteisten erottelukykyyhin (Mustaparta 2002). Hajuaistin erottelukykä on tutkittu myös esimerkiksi

mehiläisillä (*Apis mellifera carnica*). Eräässä kokeessa mehiläiset ehdollistettiin tiettyyn hajuun mesipalkkion avulla. Ehdollistumisen varmistuttua mehiläisille tarjottiin ehdollistetun hajun lisäksi useita muita hajuja, jotka olivat eriasteisesti kyseisen hajun kaltaisia. Hajut koostuivat homologisesta sarjasta alifaattisia eli asyklisiä alkoholeja, ketoneita ja aldehydejä. Suurin osa käytetyistä hajuista oli tunnettuja kukkien tuoksua ja muutamia oli tunnistettu osaksi mehiläisten feromoneja. Tuloksiksi saatiin, (i) että mehiläisillä on erinomainen kyky erottaa toisistaan rakenteellisesti samankaltaisia monomolekulaarisia aineita, (ii) merkittävä negatiivinen korrelaatio erottelukyvyn ja rakenteellisen samankaltaisuuden kesken, kun vertailussa oli erilaisia hiiliketjujen pituuksia, (iii) että sekä funktionaalisen ryhmän paikka että tyyppi vaikuttivat erottelemisen helpouteen, (iv) huomattavia samankaltaisuuksia hajun rakenteen ja aktiivisuuden suhteen mehiläisten ja aiemmin samoilla aineilla testattujen ihmisten/muiden kädellisten välillä. Kokeessa käytetyt mehiläiset tunnistivat oikean hajun yli 95 % kokeista (Laska ym. 1999).

1.4. Hyönteisten hajuaistitutkimuksen soveltaminen

Hajuaistista on tullut tärkeä malli aistihavainnoinnissa ja integraatiossa (Hansson 1999). Hyönteiset tarjoavat tärkeän informaatiolähteen hajujen havaitsemisesta ja keskushermoston tiedonkäsittelystä (Laska ym. 1999). Hyönteiset ovat hyviä malliorganismeja myös tutkittaessa mekanismeja, jotka ohjaavat hajuaistimusten koodausta ja oppimista. Hyönteisten mainio soveltuvuus johtuu siitä, hyönteiset ovat ainutlaatuisella tavalla, jossa kemialliset aistit ovat keskeisiä, sopeutuneet isäntäkasveihin (Mustaparta 2002).

Hyönteisten hajuaistin tuntemisesta on myös muita etuja. Jos tiedämme mihin hajumolekyylisiin hyönteinen reagoi, sitä voidaan käyttää hyönteisen houkuttelemiseen tai karkottamiseen. Tämän avulla voidaan estää tuhohyönteisten tuhoja erilaisilla viljelmillä ja metsissä tai esimerkiksi houkutella raatokärpänen pois runsailta lihatskeiltä (Heikura 2005). Hyönteisten lajispesifiset feromonit tarjoavat lupaavan tavan kohdistaa hyönteistentorjuntaa tiettyyn lajiin. Ympäristöystävällisten hyönteistentorjunta-aineiden neljä tärkeää ominaisuutta

ovat: 1) ne selektiivisesti pieninä pitoisuuksina estävät tietyn lajin lisääntymisen tai eloonjäännin 2) ne ovat vakaita valon ja kosteuden suhteen 3) ne voidaan formuloida ja vapauttaa niin, että ne saavuttavat halutun kohteen 4) ne ovat biohajoavia, eivätkä täten rikastu ravintoketjussa tai ympäristössä (Plettner 2002).

Toisentyypinen tärkeä sovellus tulevaisuudessa on käyttää hyönteisten hajuaistinsoluja erilaisten herkkien mittauslaitteiden osina. Tämän tekee kiinnostavaksi erityisesti solujen herkkyys, sillä solut reagoivat jopa nanogramman suuruisiin hajumolekyyliin (Heikura 2005, Huotari & Mela 1995, Huotari 2004).

1.5. Lantakuoriaiset

1.5.1. Lantakuoriaisten ekologia

Lantakuoriaiset ovat mielenkiintoinen ja tärkeä osa ekosysteemiä kaikkialla maailmassa. Todellisia lantakuoriaisia (Scarabaeoidea Laparosticti) on kuvattu noin 7,000 lajia. Yläheimon Scarabaeoidea ryhmä Laparosticti jaetaan kolmeen heimoon: Scarabaeidae, Geotrupidae ja Aphodiidae (Hanski & Cambefort 1991). Suomessa tavataan 48 lajia lantakuoriaisia. Nämä lajit kuuluvat sukuihin Aphodius (lantiaiset, 36 lajia), Onthophagus (laakasittiaiset, 4 lajia), Geotrupes (sittiaiset, 3 lajia), Aegialia (santiaiset, 2 lajia) sekä Heptaulacus, Oxyomus ja Psammodius (mantuaiset, yhteensä 3 lajia) (Landin 1957, Silfverberg 2004, Roslin & Heliövaara 2007). Heimoon Scarabaeidae eli varsinaisiin lantakuoriaisiin lasketaan kuuluvaksi noin 5000 pisimmälle kehittyntä lajia. Suomalaisista lajeista tähän kuuluvat laakasittiaiset. Lantiaiset ovat Suomessa suurin ryhmä sekä laji- että yksilömääriltään ja ne kuuluvat heimoon Aphodiidae (Roslin & Pitkänen 2001).

Nimensä mukaisesti lantakuoriaiset sekä niiden toukat käyttävät lantaa ravintonaan. Yleisin ravinnonlähde on joko isojen herbivorien tai omnivorien lanta, mutta jotkin lajit syövät myös raatoja, sieniä ja maatuivia hedelmiä (Hanski & Cambefort 1991). Herbivorien lanta sisältää sulamatonta ravintoa ja on

erityisen ravinnepitoista. Aikuisten lantakuoriaisten (Coleoptera: Scarabaeidae) suu on suunniteltu käsittelemään pehmeää, tahnamaista ruokaa. Ravinto täytyy hajottaa ennen nielemistä, jotta ravinteet, jotka ovat peräisin pääosin ravinnon sisältämistä mikro-organismeista, tulevat kuoriaisten saataville (Hata & Edmonds 1983). Tähän mennessä tutkitut lantakuoriaislajit käyttävät energianlähteenään pääosin proliinia, eivätkä lainkaan hiilihydraatteja, kuten muut kovakuoriaiset. Proliinin rooli on tärkeä erityisesti lennossa (Gäde & Auswald 2002).

Ympäri maailmaa esiintyvistä lantakuoriaisista useimmat eivät lisäännä lannassa, vaan kuljettavat siitä pienen osan maanalaiseen pesään, missä toukat voivat kehittyä turvassa kilpailulta, predaatiolta ja fysikaalisilta vaaroilta, jotka uhkaavat maan pinnalla. Lantakuoriaiset rakentavat siis pesiä ja jotkut lajit jopa huolehtivat jälkeläisistään. Lantakuoriaiset jaetaan kolmeen ryhmään riippuen niiden tavasta käsitellä ravintoa. Ne joko pyörittävät lantaa pieninä palloina kauemmas kasasta ja hautaavat sen kaivamiinsa pesiin ravinnoksi jälkeläisilleen (pyörittäjät), kaivautuvat suoraan kasan alle ja kuljettavat lantaa käytävän päähän ravinnoksi jälkeläisilleen (kaivautijat) tai asuvat kasoissa eivätkä kuljeta lantaa mihinkään (asujat). Suomessa esiintyvistä lajeista lähes kaikki kuuluvat asujien ryhmään ja niiden munat, toukat sekä kotelot kehittyvät lantakasassa. Ainoastaan sittiäiset kuuluvat kaivautujiin (Hanski & Cambefort 1991, Roslin & Pitkänen 2001).

Kaikki lantakuoriaisten ravinnonlähteet esiintyvät satunnaisesti pieninä lyhytikäisinä laikkuina. Aktiivinen hakukäyttäytyminen vaikuttaa lantakuoriaisille luonnolliselta, sillä niiden on erityisen tärkeää pystyä paikallistamaan ravintoa tehokkaasti. Yleisesti hyönteisillä, jotka ovat riippuvaisia lyhytaikaisesta resurssista, on suurella todennäköisyydellä hyvin kehittyneet aistit ja ne paikallistavat resurssinsa jonkin matkan päästä (Roslin 2000). Lantakuoriaisten uskotaan löytävän lantaa lähinnä hajuaistinsa avulla (Landin 1961, Hanski 1987, Halffter & Matthews 1966), mutta jotkin apinan ulosteita käyttävät lajit saattavat käyttää hyväkseen näkö- ja kuuloaistia. Lantakuoriaiset lähestyvät ravintoaan yleensä lentäen ja lentokyvyttömät lajit ovatkin harvinaisia. Niitä esiintyy lähinnä vuorten huipuilla (Hanski & Cambefort 1991).

Suurin osa lajeista käyttää hyväkseen monen eri eliön lantaa, mutta ympäristöissä joissa jonkin eliön lantaa esiintyy huomattavan paljon, saattaa esiintyä myös siihen erikoistuneita kuoriaisia. Erikoistunut laji on yleisesti löydettävissä tietystä lannasta, mutta löytyy toisinaan myös toisen lajin lannasta. Lehmän lanta on tärkein resurssi suurimmalle osalle Pohjois-Euroopan *Aphodius*-lajeista (Hanski 1987). Se on myös yksi käytetyimmistä lyhytikäisen ja laikuittaisesti esiintyvän resurssin malleista (Hanski 1990). Lantatyypin valintaan vaikuttaa ainakin lajin pesimistapa sekä aikuisten ja toukkien habitaattipreferenssit. Eri lajit suosivat hieman erilaista kemiallista koostumusta ja kuitupitoisuutta sekä eri-ikäisiä ja –laatuista lantakasoja (Al-Houty & Al-Musalam 1997, Gittings & Giller 1998, Landin 1961, Roslin & Pitkänen 2001). Sama lantakuoriaislaji voi olla eri ympäristössä erikoistunut eri eliön lantaan (Dormont ym. 2004, Finn & Giller 2002, Viljanen 2004). Lantakuoriaiset pystyvät valikoimaan hajun perusteella mieluista lantaa ainakin lyhyen välimatkan päästä (Dormont ym. 2004). Oletettavasti kuoriaiset haistavat jonkin kaikille lantatyypeille yhteisen hajutekijän kauas ja lähelle päästyään ne pystyvät erottelemaan toisistaan esimerkiksi eri lajien lannat ja valitsemaan sen perustella mieluista lantaa. Havaitseminen voi tapahtua myös kahden kemikaalin avulla, kuten havaittiin tutkimuksessa, jossa kahden tietyn kemiallisen aineen yhdistelmä houkutteli tuhatjalkaisiin erikoistuneita kuoriaisia (Schmitt ym. 2004). Lisäksi muut tekijät, kuten lannan kosteus, muut fyysiset parametrit ja ravintoarvo vaikuttavat sopivan lannan valinnassa (Hanski ja Cambefort 1991). Se miten hyvin kustakin lantakasasta leviää hajua, vaikuttaa lannan paikallistamisen helppouteen. Hajun leviämiseen vaikuttavat ainakin lannan tyyppi, ikä ja kuivan kuoren muodostuminen kasan pinnalle (Gittings & Giller 1998). Kuivunut läjä muuttuu jälleen houkuttelevaksi, kun kuivuneen kuoren vuolee pois, vaikka lannan koostumus pysyy muuttumattomana (Roslin julkaisematon). Tämä kertoo hajun leviämisen merkityksestä

Lantakuoriaisista lajit, jotka ovat hyviä lentäjiä ja viihtyvät useissa elinympäristöissä, muodostavat laajoilla alueilla yhtenäisiä kantoja. Huonommat lentäjät ja specialistit ovat huonompia levittäytymään ja niiden kanta muodostuukin erillisten paikalliskantojen joukosta. Esimerkiksi pikkulantiaiset (*Aphodius pusillus*) muodostavat metapopulaatioita, joissa yksittäiset

paikalliskannat voivat olla hyvin lyhytikäisiä. Yleisesti laidunten välillä liikkuminen on yleisempää lantakuoriaisilla, jotka ovat isokokoisimpia, erikoistuneita tietynikäiseen lantaan, erikoistuneita lehmän lantaan ja avoimille laitumille (Roslin 1999 ja 2000, Roslin & Pitkänen 2001).

Eri lajien ja yksilöiden välinen kilpailu on kovaa, sillä lantakuoriaisten käyttämä resurssi on hyödynnettävissä vain lyhyen aikaa. Toisaalta resurssi on hyödynnettävissä lyhyen aikaa juuri siksi, että kilpailu on kovaa. Kova kilpailu johtaa sen aikaikkunan lyhenemiseen, jossa tietty laji voi käyttää lantaa hyväkseen. Afrikassa lantakuoriaisten kilpailu on johtanut eri lajien lentoaikojen erilaistumiseen siten, että vahvemmat lajit lentävät keskipäivällä hyötyen lämpimästä ilmasta ja pienemmät lajit lentävät illan suussa välttämällä näin kilpailua (Krell-Westerwalbesloh ym. 2004). Lantakuoriaiset joutuvat jakamaan lannan myös monien muiden lajien kanssa. Lantakasoissa asuu paljon kaksisiipisten toukkia, sukkulamatoja, lieroja, lyhytsiipikovatkuoriaisia, erilaisia petokovatkuoriaisia, pistiäisiä, hyppyhäntäisiä, siiroja ja punkkeja. Näistä monet syövät lantaa, mutta osa on petoja, loisia tai sienirihmaston syöjiä (Roslin & Pitkänen 2001).

Lantakuoriaiset ovat monin tavoin hyödyksi ympäristölleen. Ne muun muassa puhdistavat maan pinnan lannasta sekä auttavat hajottamaan lantaa, kierrättämään ravinteita maaperässä ja levittämään kasvien siemeniä. Lantakuoriaisten tekemän työn hyöty on ihmisille taloudellisesti merkittävää. Yhdysvaltalaisessa tutkimuksessa lantakuoriaisten työn arvoksi arvioitiin pelkästään Yhdysvalloissa 380 miljoonaa dollaria vuodessa. Hinta oli laskettu arvioimalla rehun laatua, typen kierrätystä ja tuhoeläinten torjuntaa. Rehun maukkauden arviointi perustui siihen, että karja ei syö lannan likaamaa kasvillisuutta ja lantakuoriaiset puhdistavat laitumia hävittämällä lannan nopeasti. Lantakuoriaiset kierrättävät typpeä edistämällä lannan hajoamista labiiliin muotoon, jolloin se on kasvien käytössä ja toimii lannoitteena. Monet karjan loisista ja tuhohyönteisistä tarvitsevat kostean ympäristön, kuten lannan, kehittyäkseen, joten hautaamalla ja tuhoamalla tämän ympäristön lantakuoriaiset vähentävät näiden tuholaisten määriä (Losey ja Vaughnan 2006).

Lantakuoriaisia on käytetty myös indikaattoreina ympäristömuutoksille. On havaittu, että elinpiirien pirstoutuminen vähentää ainakin metsien lantakuoriaisten lajien määrää ja esiintymistä. Koska lantakuoriaisten runsaus korreloi tiettyjen mikrohabitaattien olemassaolon ja päähabitaatin häiriöiden kanssa, kuoriaisia voidaan käyttää selvittämään ympäristön tilaa (Davis & Scholtz 2001, Koivulehto 2004).

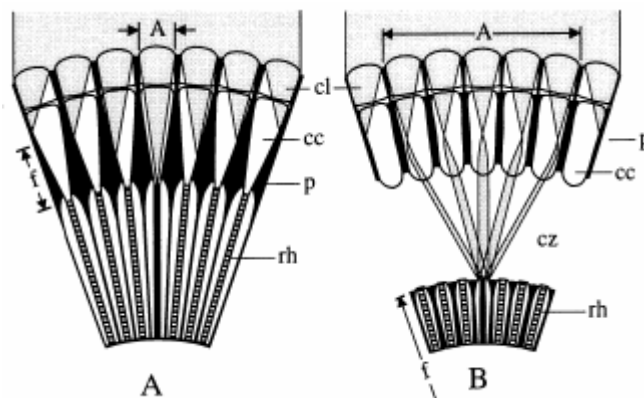
1.5.2. Lantakuoriaisten haju- ja näköaistin fysiologia

Lantakuoriaisten tuntosarvien rakenne on selvitetty ainakin *Geotrupes auratuksella* (Coleoptera: Geotrupidae) ja *Copris pecuariuksella* (Coleoptera: Scarabaeidae). Niiden kolme apikaalisinta antennisegmenttiä muodostavat kukin levennyksen, jossa suurin osa aistinkarvoista sijaitsee tiiviinä rykelmänä. Nämä aistinkarvat tunnistettiin erityisiksi basokonisiksi hajusukasiksi (eng. olfactory basiconicum sensilla), koska jokaisen karvan pinnalla oli useita hajureikiä (noin 45 reikää/ μm^2), jotka aukesivat karvan sisälle. 28 000 aistinkarvaa per tuntosarvi on suuri määrä verrattuna muihin karvaisiin ja piikikkäisiin aistinkarvoihin. *C. pecuariuksella* yhdessä basokonisessa hajusukasessa oli kaksi aistinhermosolua. Aistinkarva jatkui aistinonteloon ja haarautui suuresti vallaten suuren osan ontelosta (Inouchi ym. 1987 ja 1988).

Lantakuoriaisilla, kuten kaikilla hyönteisillä, on verkkosilmät, joita ne käyttävät lentäessään orientaatioon. Verkkosilmät koostuvat monista yksittäisistä optisista elementeistä, joita kutsutaan ommatideiksi. Jokainen ommatidi sisältää yhden tai useamman linssin, jotka tarkentavat valon alla oleviin fotoreseptoreihin, rabdomeihin (Warrant 1999). Rabdomi eli näkösauva on niveljalkaisten valoa aistiva verkkosilmän rakenneosa. Rabdomi muodostuu yhden osasilmän, ommatidin, kaikkien valoastinsolujen valoherkistä kalvorakenteisista osista, joista kutakin erikseen kutsutaan rabdomeeriksi (Tirri ym. 2001). Päiväaktiivisilla hyönteisillä on appositioverkkosilmät (kuva 8A). Näissä silmissä jokainen ommatidi on erotettu naapureistaan tiheällä verholla mustaa pigmenttiä. Verhopigmentti varmistaa, että rabdomi vastaanottaa valoa vain kapeasta osasta näkökenttää, jonka rajaa sen oma pieni linssi. Appositiosilmillä on huonompi

kyky vastaanottaa fotoneita kuin superpositiosilmillä, johtuen linssien pienistä säteistä, mutta niillä on yleensä parempi spatiaalinen resoluutio (Bradbury & Vehrencamp 1998, Warrant 1999, Warrant & McIntyre 1990).

Lantakuoriaisilla, kuten *Onitis alexis*, jotka ovat aktiivisia hämärässä, on superpositioverkkosilmät (kuva 8B). Näissä silmissä rabdomit ja linssit on erotettu leveällä kirkkaalla vyöhykkeellä ja niissä on lisäksi leveä aukko valon vastaanottamiseen. Tietystä pisteestä saapuvan valon vastaanottaa useampi vierekkäinen linssi ja se keskitetään yhteen rabdomiin retinalla. Superpositiosilmien etu on parantunut kyky kaapata fotoneita, mutta spatiaalinen resoluutio kärsii, johtuen leveämmistä rabdomeista, huonommasta kuvalaadusta ja ommatidien karkeasta pakkauksesta (Bradbury & Vehrencamp 1998, Warrant 1999, Warrant & McIntyre 1990).



Kuva 8. Appositio- (A) ja superpositioverkkosilmä (B). Yhdensuuntaisten valonsäteiden reitit silmän ulkopinnalta on merkitty harmaalla. Kohdreseptori on varjostettu mustalla. Kuviin on merkitty aukon halkaisija (A), polttoväli (f) (kuvassa B mitattu silmän keskustasta), fasetin sarveislins (cl), kristallikeila (cc), verhopigmentti (p), rabdomi (rh) ja kirkas vyöhyke (cz). Warrantin mukaan, 1999.

1.5.3. Lantakuoriaisten tulevaisuus

Suomessa laiduntava eläinkanta ja laidunmaat ovat yksipuolistuneet, samalla kun laidunkausi on lyhentynyt. Jos laiduntavan karjan määrä jatkaa laskuaan, Suomessa on odotettavissa suuria muutoksia lantakuoriaisten määrissä ja lajisuhteissa. Erityisesti vähemmän liikkuville spesialistilajeille, kuten *A. pusillus*,

laiduntien väliset matkat saattavat kasvaa liian pitkiksi, josta seuraa lajin paikallinen katoaminen (Roslin 1999). Muutamat lajit ovat jo vähentyneet huomattavasti Suomessa ja muualla Euroopassa (Roslin 2000).

Italiassa Roomassa lantakuoriaiset ovat löytäneet pakopaikan koirien lannasta kasvissyöjien merkittävän vähentymisen seurauksena. Yleensä lantakuoriaiset pyrkivät välttämään lihansyöjien lantaa sen alhaisen selluloosapitoisuuden takia. Herbivorien vähentymisen seurauksena lantakuoriaisten lajimäärät ovat vähentyneet ja harvinaisemmat lajit, jotka preferoivat omnivorien lantaa, ovat lisääntyneet (Carpaneto ym. 2005).

Lisäuhkana lantakuoriaisten selviytymiselle ovat jotkin torjunta-aineet, kuten avermektini, jota käytetään karjan loisten torjuntaan, jotka jäävät lantakuoriaisille myrkyllisinä pitoisuuksina lantaan (Losey & Vaughnan 2006, Roslin & Pitkänen 2001).

2. TYÖN TARKOITUS

Lantakuoriaisten ravinnon laikuittaisuus ja lyhyt käyttöikä tekevät niistä kiinnostavan kohteen aistitutkimukselle. Johtuen lantakuoriaisten kiinnostavista populaatiorakenteista ne ovat olleet pitkään käytetty ekologinen malli. Tämän tutkimuksen tavoitteena oli selvittää, miten lantakuoriaiset löytävät tärkeimmän resurssinsa eli lannan. Tutkimuksessa pyrin selvittämään mitä aistia lantakuoriaiset pääasiassa käyttävät lannan paikallistamiseen, mihin yhdisteeseen tai yhdisteisiin ne reagoivat sekä miten herkästi ne havaitsevat lannan.

Koska näköaistin mahdollista merkitystä lannan paikallistamisessa ei ole aikaisemmin tutkittu suomalaisilla lajeilla, pyrin selvittämään sen tärkeyden. Erottaakseni eri aistit toisistaan tuhosin yhden aistin kerrallaan ja katsoin miten se vaikuttaa lannan löytämiseen. Vapautin pyytämiäni ja käsittelemiäni kuoriaisia ja pyydystin niitä takaisin kuoppapyydysten avulla.

Koska lantakuoriaiset luultavasti etsivät lantaa havaitsemalla ilmasta tiettyjä kemikaaleja (Huotari 2004, Gittings & Giller 1998), pyrin selvittämään nämä kemikaalit tarjoamalla eri aineita kuoppapyydyksissä lehmälaitumella. Valitsin käyttämäni kemikaalit muutaman aikaisemman tutkimuksen ja teettämäni lannan hajuanalyysin perusteella. Japanilaisessa tutkimuksessa (Inouchi ym. 1988), jossa tutkittiin *Geotrupes auratus*-lantakuoriaisen hajusolujen reaktioita kemikaaleihin, kemikaalit oli valittu haisevista yhdisteistä, joita esiintyi lehmän lannassa, muttei sen rehussa. Valitsin tutkimukseeni nämä aikaisemmin tutkitut aineet sekä uuden analyysin perusteella muutaman runsaimman kemikaalin.

Jotta ymmärtäisin paremmin hajun leviämistä ilmassa ja lantakuoriaisten hajuaistin herkkyyttä, pyrin rakentamaan diffuusiomallin lantakuoriaisten käyttäytymisen perusteella. Tämän osan kokeellisesta tutkimuksesta suoritin tuulettomassa tilassa, jossa muuttujina toimivat hajulähteen koko ja etäisyys.

3. AINEISTO JA MENETELMÄT

3.1 Tutkimuksessa käytetyt lajit

Suomessa esiintyvistä lajeista opettelin tunnistamaan kuusi yleisintä lajia (Roslin ja Heliövaara julkaisematon): *Aphodius ater*, *A. prodromus*, *A. fossor*, *A. rufipes*, *A. depressus* ja *A. fimetarius*. Suurin osa löytämistäni lajeista oli jokin edellä mainituista. Käytin kokeissani kaikkia pyytämiäni lantakuoriaisia, myös niitä, jotka eivät kuuluneet tuntemiini lajeihin. Alkukesällä mielestäni selvästi runsaslukuisin oli *A. ater* ja seuraavaksi yleisimpiä olivat *A. fossor* ja *A. fimetarius*. Loppukesällä runsaslukuisin oli *A. rufipes* ja lähes yhtä runsaana esiintyi *A. fossor*. En käsitellyt tutkimuksissani lajien välisiä eroja, joten en kirjannut ylös eri lajien tarkkoja yksilömääriä kuin yhdessä kokeessa (kuva 15). Lantakuoriaisten keräys tapahtui Viikin opetus- ja tutkimustilan lehmälaitumilla. Minulla oli maanomistajan lupa lantakuoriaisten keräämiseen. Upotin lantakasat vesiämpäriin ja poimin talteen pinnalle nousseet lantakuoriaiset. Kerättyjä yksilöitä säilytin kylmäkaapissa, missä niiden elintoiminnot hidastuvat ja elinikä

pitenee. Kuoriaiset olivat harsolla peitetyssä purkissa kosteiden paperien välissä muutamia päiviä ilman ruokaa, jotta ne olisivat vapautustilanteessa nälkäisiä.

3.2. Lähestymiskäyttäytymisen kuvaus

Selvittääkseni miten lantakuoriaiset lähestyvät lantakasaa, tarkkailin useana päivänä kesän aikana lantakuoriaisten lähestymiskäyttäytymistä niiden luonnollisessa ympäristössä. Osan tarkkailukerroista kuvasin myös videokameralla, käyttäen apuna erikoisjalustaa, jolla kameran sai kuvaamaan suoraan alaspäin jopa neljän metrin korkeudesta (Merlintreks 2005). Jotta havainnointialue oli tarpeeksi laaja, lantaa piti kuvata vähintään kolmen metrin korkeudesta ja se vaikeutti nauhojen tulkintaa kuoriaisten pienen koon takia. Parhaat havainnot sain siis itse tarkkailupaikoilta. Tarkkailupaikkojen sijainti vaihteli, mutta jokaisella kerralla olin joko lehmälaitumella tai sellaisen välittömässä läheisyydessä.

Käytännössä toteutin kokeen tuomalla mielestäni houkuttelevan lantakasan tarkkailupaikalle ja seuraamalla miten lantakuoriaiset lähestyivät uutta lantaa. Tarkkailutilanteessa kiinnitin huomiota tuulen suuntaan ja nopeuteen, vallitsevaan ilmantilaan, maastotyyppiin, lantakuoriaisten lentokorkeuteen, lähestymissuuntaan verrattuna tuulensuuntaan, laskeutumisetäisyyteen sekä lantakärpästen runsauteen (taulukko 1). Tuulennopeuden mittaukseen käytin kuppianemometriä (Lambrecht Nr. 1442D). Tuulen suunnan määrittämiseen käytin tikun päähän kiinnitettyä lankaa ja digitaalista kompassia (KH 4009), joka näytti myös lämpötilan.

Kokeilin myös visuaalisen signaalin vaikutusta tarjoamalla yhdellä pellolla yhtä aikaa sekä normaalin lantakasan, että valkoisella lakanalla peitetyn kasan. Koeasetelman lantakasat oli aseteltu noin 1,5 metrin päähän toisistaan siten, että toinen kasoista oli lakanan päällä ja toinen sen alla.

Taulukko 1. Lähestymiskäyttäytymisen tarkkailu: ajankohdat, tarkkailun aikana vallinneet olosuhteet ja tarkkailun kesto. Lantakärpäset ovat toinen tärkeä lantaa hyödyntävä laji, jota esiintyi vaihtelevia määriä eri tarkkailupaikoilla.

Ajankohta	Ilma	Tuulennopeus	Maastotyyppi	Havaittuja yksilöitä	Tarkkailun kesto	Lantakärpäsiä
2.6.2005	aurinkoinen, 22°C	2-3 m/s	korkea heinikko	10<	2h	runsaasti
17.6.2005	aurinkoinen, 25°C	4 m/s, puuskainen	hiekkatie	20<	1,5h	runsaasti
10.7.2005	aurinkoinen, 24°C	4-5 m/s, puuskainen	hiekkatie	0	1h	muutamia
19.7.2005	puolipilvinen, 19°C	2-3 m/s	hiekkatie	0	1h	muutamia
28.8.2005	sadekuuroja, 16°C	1-2 m/s	matala heinikko	30<	2,5h	runsaasti

3.3. Aistien eliminointikoe

Selvittääkseni näköaistin ja hajuaistin merkitystä lannan paikallistamisessa, tein kokeen jossa pyrin eliminoimaan toisen aisteista. Keräsin koetta varten lantakuoriaisia Viikin koetilan pelloilta ja jaoin ne kolmeen ryhmään. Jokaisessa ryhmässä oli saman lajin yksilöitä yhtä paljon. Yksi ryhmä toimi kontrollina, jolle ei tehty mitään käsittelyä. Toinen ryhmä käsiteltiin leikkaamalla lantakuoriaisilta tuntosarvet ja kolmannelta ryhmältä maalattiin silmät.

Silmien eliminoiminen tapahtui maalaamalla ne tussilla (uni Marker No. 520 F, Mitsubishi Pencil Co., Ltd.). Koska silmien sijainti oli helppo hahmottaa, uskon, että sain tuhottua suurimman osan ommatideistä ja siten tuhottua lantakuoriaisten näköaistin.

Poistin tuntosarvet preparointimikroskoopin alla leikkaamalla ne preparointisaksilla mahdollisimman lyhyiksi. Jotta kuoriaisia olisi mahdollisimman helppo käsitellä, suoritin leikkauksen jääpalan päällä, jolloin kuoriaisten reaktionopeudet hidastuivat. Poistamisen onnistuminen oli helppo todeta mikroskoopin alla. Tuntosarvia oli mahdoton poistaa kokonaan, mutta ainakin tuntosarven pään ja varren suurimman osan poistaminen onnistui varmasti.

Eri tavoin käsitellyt yksilöt merkitsin erivärisillä etuselkään piirretyillä väritäplillä. Tein täplät erivärisillä maalitusseilla (edding 751 paint marker ja pilot super color white). Varmistaakseni näköaistin täydellisen tuhoutumisen laitoin merkkäusmaalialia myös silmien alueelle.

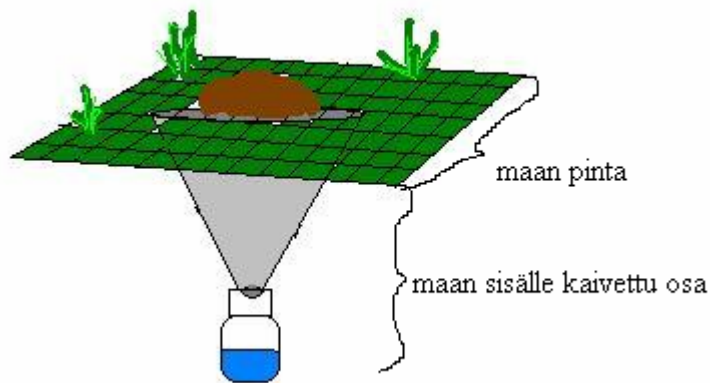
Eläinten kohtelusta säädetyt lait suojelevat huonosti selkärangattomia. Selkärangattomille eläimille, joita käytetään tieteellisen tutkimustoimintaan, suoritettavat toimenpiteet eivät kuulu eläinsuojelulain piiriin. Koe-eläinlakikin koskee vain selkärangattomilla tehtyjä kokeita (Valtion säädöstietopankki 2006). Tekemäni kokeet olivat epäilemättä epämiellyttäviä lantakuoriaisille, mutta hyönteisten kipuaistimuksista ei tiedetä lähes mitään ja voimme vain arvailla niiden tuntemuksia. Jonkinlaisena lähtökohtana voidaan pitää hermoston rakennetta. Koetun kivun voimakkuuteen vaikuttavat keskushermoston kehittyneisyys sekä aistinhermopäätteiden määrä ja laatu (Telkänranta 2006). Kaikille eläimille on yksilön- ja lajinsäilymisen kannalta kuitenkin ehdottoman tärkeää reagoida ughiin ja vaurioihin asianmukaisesti. Tämän perusteella voidaan olettaa, että myös lantakuoriaiset kokevat jonkinlaisia kipuaistimuksia. Tutkimiani asioita olisi kuitenkin ollut vaikea todentaa ilman käyttämiäni menetelmiä.

3.3.1. Käsiteltyjen yksilöiden käytöksen kuvaus

Varmistaakseni, että lantakuoriaiset säilyivät käsittelyissä toimintakykyisinä, tarkkailin niiden käytöstä vapauttamalla ne tuoreen lantakasan välittömään läheisyyteen alueella, jossa muuta ravintoa ei ollut lähistöllä. Kuvasin tilannetta videokameralla ylhäältäpäin ensimmäisen tunnin ajan. Vapautin kuoriaiset tuulen alle reilun metrin päähän lannasta. Ensimmäisessä vapautuskokeessa kuoriaisia oli 10 kontrolliryhmästä, 10 silmättömästä ryhmästä ja 10 tuntosarvettomasta ryhmästä. Toisessa kokeessa vapautin 43 lantakuoriaista jokaisesta ryhmästä. Nämä olivat siis alustavia kokeita.

Kartoittaakseni jäikö kuoriaisia tarjottuun lantaan vai lensivätkö ne pois koealueelta, kaivoin toisen vapautuksen jälkeisenä päivänä koepaikalle ison kuoppapyydyksen (kuva 9). Samoja pyydyksiä on käytetty aiemminkin

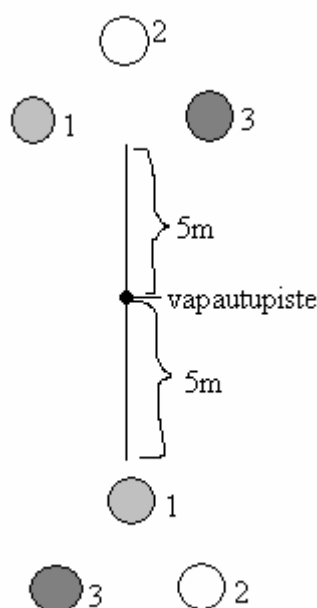
lantakuoriaisten pyynnissä (Roslin 2000). Kuoppapyydyksessä ritilän päälle sijoitettuun lantaan törmäävät tai kaivautuvat kuoriaiset putoavat suppilon läpi vettä, saippuaa ja suolaa sisältävään purkkiin. Saippua poistaa veden pintajännityksen, jolloin lantakuoriaiset hukkuvat. Suola auttaa säilömään kuoriaisia (Roslin 2000). Suppilon (Ø35cm) reunat olivat maan tasalla, jotta myös maata pitkin kävelevät kuoriaiset putoaisivat ansaan.



Kuva 9. Kokeissa käyttämäni iso kuoppapyydys. Suppilon yläreunan halkaisija oli 35 cm. Suppilo oli upotettu maahan siten, että sen yläreuna oli maan pinnan tasossa. Purkki oli kaivettu suppilon alle maan sisälle ja siellä oli vettä, suolaa ja saippuaa. Syötti oli asetettu ritilän päälle keskelle suppilon aukkoa.

3.3.2. Tarkentavat kokeet käsitellyillä yksilöillä

Saadakseni tarkemman kuvan eri aistien eliminoinnin vaikutuksesta lantakuoriaisten käytökseen tarjosin käsitellyille yksilöille kolmen tyyppisiä pyydyksiä. Käsittelin yksilöt kuten aiemmin ja vapautin ne pellolle, jonne oli kaivettu kuusi isoa kuoppapyydystä (kuva 9). Kaivoin ansat pellolle kuvan 10 mukaisesti. Kahdessa ansassa oli tarjolla lantaa normaalisti. Kahdessa ansassa lanta oli peitetty ohuella valkealla kankaalla ja kahdessa ansassa oli tarjolla lannan näköinen hajuton kasa. Hajuton kasa oli tehty hajuttomasta muovista ja maalattu lannan väriseksi. Eri syötit asetettiin paikoilleen satunnaisessa järjestyksessä. Vapautin vapautuspisteeseen (kuva 10) muutaman viikon aikana 217 kontrolliyksilöä, 87 tuntosarvetonta ja 87 sokeaa yksilöä. Vaihdoin ansoihin muutaman päivän välein tuoretta lantaa.



Kuva 10. Isojen kuoppapyydydysten sijainti pellolla. 1 = näköislanta, 2 = lanta ja 3 = peitetty lanta. Ansojen 1, 2 ja 3 etäisyydet toisistaan olivat noin metrin.

3.4. Lannan hajun orgaaniset yhdisteet

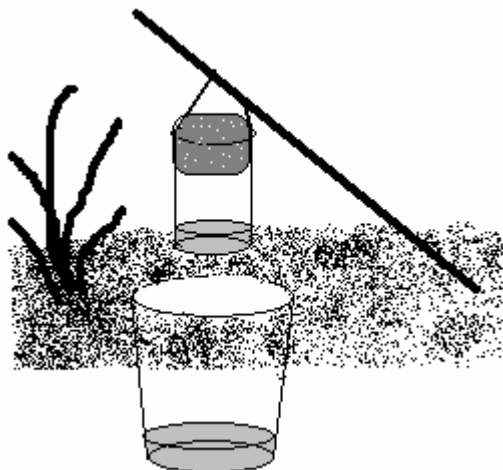
Tutkiakseni mitkä yhdisteet lannan hajussa houkuttelevat lantakuoriaisia, selvitin aluksi lannan hajun orgaaniset yhdisteet analysoimalla näytteen tuoretta lantaa. Hain näytteen Viikin pellolta ja pakastin sen välittömästi. Toimitin näytteen kuivajäillä Jyväskylään laboratorioon 3.6.2005. Näyte sulatettiin ja analysoitiin 6.6.2005.

Näyte analysoitiin Jyväskylän yliopiston laboratoriossa purge & trap-kaasukromatografi-massaspektrometrillä. Analysoinnin suorittivat Jenni Nykänen ja Anja Veijanen. Purge & Trap-menetelmässä näytettä huuhdeltiin aluksi helium-kaasulla kymmenen minuuttia (yhteensä 16 eri ajokertaa) ja siirrettiin näin haihtuvat orgaaniset yhdisteet helium-virran avulla kaasukromatografille. Haihtuvien orgaanisten yhdisteiden tunnistaminen ja kvantitointi suoritettiin kaasukromatografi/massaspektrometri- menetelmällä [PT/GC/MS (Tekmar 3000/Agilent 6890+/5973N MSD)], johon on yhdistetty samanaikainen haistelu (sniff).

Yhdisteet kvantifioitiin käyttämällä VOC- standardia, joka koostui 26 erityyppisestä yhdisteestä. Lisäksi indoli, skatoli ja karboksyylihapot kvantifioitiin niille omien malliaineiden avulla.

3.4.1. Eri kemikaalien houkuttelevuus

Selvittääkseni, mitkä kemikaalit lannan hajussa ovat tärkeimpiä houkuttimia lantakuoriaisille, tarjosin niille muutamia puhtaita kemikaaleja pienissä kuoppapyydyksissä (kuva 11). Vastaavanlaisia pyydyksiä on käytetty ennenkin lantakuoriaisten pyynnissä (Koivulehto 2004 ja Viljanen 2004). Ensimmäisen kokeen kemikaalit valitsin kirjallisuuslähteestä löydetyn vihjeen avulla (Inouchi ym. 1988). Käytin kokeissa fenolia, katonia, ureaa, 2-butanonia, indolia ja voi happoa. Kaivoin kuoppapyydykset Viikin koetilan laitumen reunalle riviin niin, että ansojen välimatka oli viisi metriä. Sijoitin kemikaalit pyydyksiin satunnaisessa järjestyksessä. Syötiksi mittasin kemikaaleja silmämääräisesti filmipurkin pohjalle ja asetin purkin suulle vaahtomuovipalan. Tarvittavan kemikaalimäärän suuruutta oli mahdotonta arvioida, sillä osa aineista oli nestemäisiä ja osa kiinteitä. Lisäksi lantakuoriaiset kokevat hajujen intensiteetin oletettavasti hyvin eri tavalla kuin ihmiset. Kiinnitin purkit roikkumaan aivan kuopan yläpuolelle. Kaivoin samanlaisen kuuden aineen sarjan läheisen laitumen reunaan ja ensimmäisen sarjan päähän kaivoin kontrolliksi ison kuoppapyydyksen (kuva 9), jossa oli syöttinä oikeaa lantaa.



Kuva 11. Kokeissa käyttämäni pieni kuoppapyydys. Kupin suun halkaisija oli 7 cm. Muovinen kuppi kaivettiin maahan siten, että sen suun reuna oli maan tasalla. Kupin suun yläpuolelle laitettiin kepin varassa roikkumaan filmipurkki, jonka suun peitti vaahtomuovipala. Filmipurkin pohjalla oli tutkittavaa kemikaalia ja muovikupin pohjalla vettä, suolaa ja saippuaa.

Toisessa vaiheessa kaivoin laitumen reunalle 38 pientä kuoppapyydystä (kuva 11), joissa sekoitin kahdeksan lupaavaa kemikaalia keskenään sekä tarjosin jokaisen yksinään (taulukko 2). Nämä kemikaalit valitsin hajuanalyysin (taulukko 7) ja kirjallisuuslähteen (Inouchi ym. 1988) perusteella. Mukana oli myös kaksi kontrollipyydystä, joissa oli aitoa lantaa.

Taulukko 2. Kolmenkymmenen kahdeksan kuoppapyydyksen sisältämät kemikaalit. Ansoissa 1-28 taulukon kemikaali x ja kemikaali y sekoitettiin keskenään. Ansat 29- 36 sisälsivät vain yhtä kemikaalia. Ansoissa 37 ja 38 tarjottiin kontrollina tavallista lantaa.

pyydyksen numero	kemikaali x		kemikaali y	pyydyksen numero	kemikaali x		kemikaali y
1	dimetylisulfidi	+	etikkahappo	20	p-kresoli	+	butaanihappo
2	dimetylisulfidi	+	butaanihappo	21	p-kresoli	+	1-butanoli
3	dimetylisulfidi	+	indoli	22	p-kresoli	+	butanoni
4	dimetylisulfidi	+	skatoli	23	1-butanoli	+	etikkahappo
5	dimetylisulfidi	+	p-kresoli	24	1-butanoli	+	butaanihappo
6	dimetylisulfidi	+	1-butanoli	25	1-butanoli	+	butanoni
7	dimetylisulfidi	+	butanoni	26	butanoni	+	etikkahappo
8	indoli	+	skatoli	27	butanoni	+	butaanihappo
9	indoli	+	p-kresoli	28	etikkahappo	+	butaanihappo
10	indoli	+	1-butanoli	29	dimetylisulfidi		
11	indoli	+	butanoni	30	etikkahappo		
12	indoli	+	etikkahappo	31	butaanihappo		
13	indoli	+	butaanihappo	32	indoli		
14	skatoli	+	etikkahappo	33	skatoli		
15	skatoli	+	butaanihappo	34	p-kresoli		
16	skatoli	+	p-kresoli	35	1-butanoli		
17	skatoli	+	1-butanoli	36	butanoni		
18	skatoli	+	butanoni	37	lanta		
19	p-kresoli	+	etikkahappo	38	lanta		

3.4.2. Kokeet lennätyshäkissä

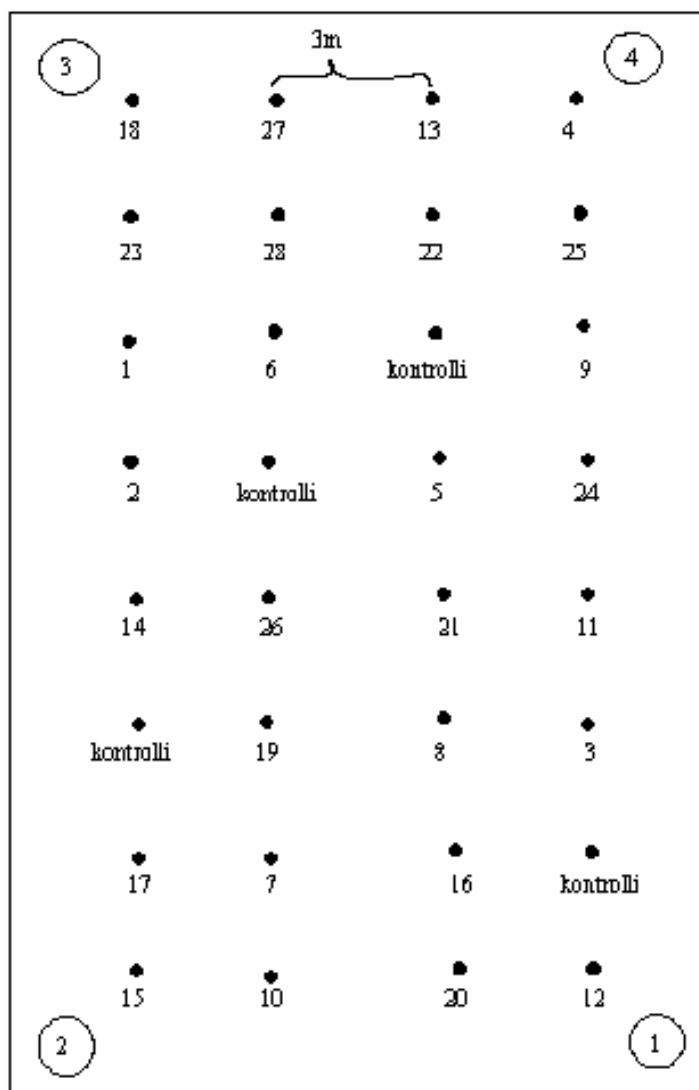
Tutkiakseni erilaisten kemikaalien houkuttelevuutta kontrolloidummassa ympäristössä, tein viikon ajan heinä- elokuun vaihteessa kokeita Ahvenanmaalla sijaitsevassa perhostenlennätyshäkissä (Samaa häkkiä on käytetty ainakin tutkimuksessa Hanski ym. 2006). Häkki oli mitoiltaan 32×26×3m. Se oli valmistettu hyvin pienireikäisestä hyönteisverkosta, jonka läpi pienimmätkään

lantakuoriaislajit eivät mahtuneet. Häkin alareunat oli kaivettu maahan, joten sinne vapauttamani yksilöt pysyivät häkissä hyvällä todennäköisyydellä. Häkki (kuva 12) oli pystytetty avoimelle niitylle, jossa oli niittykasvillisuutta.



Kuva 12. Perhostenlennätyshäkki. Häkin seinät ja katto oli valmistettu hyvin pienisilmäisestä verkosta ja sen alareunat oli kaivettu maahan. Häkin pinta-ala oli 32x26 m ja se oli noin kolme metriä korkea.

Kaivoin häkkiin 32 kuoppapyydystä (kuva 13), jotka olivat kukin noin kolmen metrin päässä toisistaan. Pyydykset valmistin niin, että niihin pyydytyt kuoriaiset saattoi vapauttaa häkkiin uudestaan. Pyydyks (kuva 14) oli muunnelma Viikissä käyttämäni pyydyksistä. Rakensin pyydyksen muovisesta kupista, jonka suulle asetin piirtoheitinkalvosta leikkaamani suppilon. Kupin pohjalle laitoin kemikaalia ja kemikaalin päälle asetin noin sentin paksuisen palan vaahtomuovia. Kupit kaivoin maahan niin, että niiden suun reuna oli maan tasalla. Ansa toimii siis siten, että lantakuoriainen joko lennettyään tai käveltyään ansalle putoaa liukasta kalvoa pitkin suppilon pohjassa olevasta reiästä purkin pohjalla olevan vaahtomuovin päälle. Suppilo estää lantakuoriaisia lentämästä ulos ja varmistaakseni etteivät ne myöskään kiipeä pois pyydyksestä, teippasin suppilon reunat tiiviisti kiinni purkin reunoihin. Käyttämäni kemikaalit ja niiden sekoitukset on listattu taulukossa kolme. Kemikaalit ovat muuten samat kuin aikaisemmissa kokeissa, mutta niistä puuttuu skatoli toimitusvaikeuksien takia. Koin pyydykset ja kontrollit viisi kertaa ensimmäisen viikon aikana.



Kuva 13. Kuoppapyydydysten sijainti lennätyshäkissä. Numerot vastaavat taulukossa 3 esitettyjä kemikaaleja. Kemikaalit sijoitettiin pyydyksiin satunnaisessa järjestyksessä. Ympyröidyt numerot 1-4 kuvaavat neljää vapautuspistettä, jonne jokaiseen vapautin yhtä monta saman lajin edustajaa.

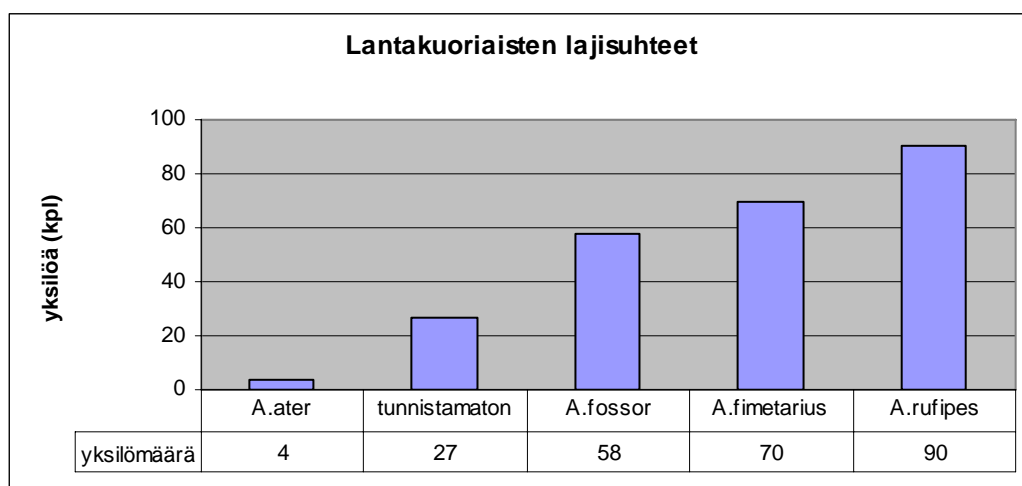


Kuva 14. Perhostenlennätyshäkissä käyttämäni ansa. Purkki on kaivettu maahan niin, että sen reunat ovat maan pinnan tasossa. Kupin suulle on asetettu piirtoheitinkalvosta tehty suppilo. Tutkittava kemikaali on kupin pohjalla olevan vaahtomuovipalan alla.

Taulukko 3. Häkissä (kuva 13) käytetyt kemikaalit (22- 28) ja niiden yhdistelmät (1- 21). Pyydyksissä 29- 32 oli tarjolla lantaa, joka toimi kontrollina. Numerot 1-32 vastaavat kuvassa 13 esitettyjä lukuja.

1	dimetylisulfidi	x	etikkahappo
2	dimetylisulfidi	x	butaanihappo
3	dimetylisulfidi	x	indoli
4	dimetylisulfidi	x	p-kresoli
5	dimetylisulfidi	x	1-butanoli
6	dimetylisulfidi	x	butanoni
7	indoli	x	etikkahappo
8	indoli	x	butaanihappo
9	indoli	x	p-kresoli
10	indoli	x	1-butanoli
11	indoli	x	butanoni
12	p-kresoli	x	etikkahappo
13	p-kresoli	x	butaanihappo
14	p-kresoli	x	1-butanoli
15	p-kresoli	x	butanoni
16	1-butanoli	x	etikkahappo
17	1-butanoli	x	butaanihappo
18	1-butanoli	x	butanoni
19	butanoni	x	etikkahappo
20	butanoni	x	butaanihappo
21	etikkahappo	x	butaanihappo
22	dimetylisulfidi		
23	etikkahappo		
24	butaanihappo		
25	indoli		
26	p-kresoli		
27	1-butanoli		
28	butanoni		
29	lanta/kontrolli		
30	lanta/kontrolli		
31	lanta/kontrolli		
32	lanta/kontrolli		

Vapautin häkkiin yhteensä 249 lantakuoriaista (kuva 15), joista 62 pyydystin Viikin koetilalta ja loput Ahvenanmaalta häkin lähellä sijaitsevan maatilan lehmälaitumelta. Vapautin uudet kuoriaiset aina neljässä osassa häkin jokaiseen kulmaan, vapautuspisteisiin 1 - 4 (kuva 13, ympyrät 1-4).



Kuva 15. Perhostenlennätyshäkkiin vapautettujen lantakuoriaisten määrät lajeittain.

Varmistaakseni, että lantakuoriaiset todella pysyivät häkissä ja olivat elossa, toin häkkiin ensimmäisen viikon jälkeen vuorokaudeksi kaksi lantakasaa. Vuorokauden jälkeen kellutin kasat ja laskin saadut yksilömäärät.

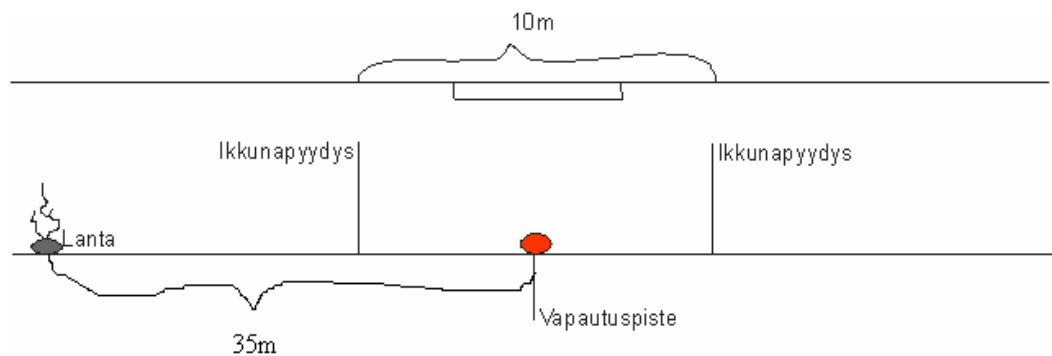
Varmistaakseni, että ansoissa ollut kemikaali levisi varmasti hyvin ympäröivään ilmaan, kokeilin viikon jälkeen toisenlaista pyydystyyppiä (kuva 16). Ripustin jokaisen ansan yläpuolelle kemikaaliin upotetun vaahtomuovipalan, joka oli kiedottu ohueen harsoon. Riippuva pyydys puuttui kaikista dimetylisulfidia sisältävistä ansoista, sillä kemikaalia oli mahdoton kenttäoloissa imeyttää vaahtomuovipaloihin. Nämä pyydykset jätin pyyntiin vajaaksi viikoksi ennen pyydysten kokemista.



Kuva 16. Muunneltu versio kuvan 14 pyydyksestä. Tässä kontrollipyydyksessä on harson sisällä lantaa maahan kaivetun suppilon ja kupin yläpuolella. Kemikaalisyötteissä kemikaali oli imeytetty harson sisällä olevaan pieneen vaahtomuovipalaan.

3.5. Lantakuoriaisten hajuaistin herkkyyys

Tutkiakseni hajun kulkeutumista ilmassa sekä hajulähteen koon ja etäisyyden vaikutusta, tein kokeita pitkässä tuulettomassa tilassa. Tarkoituksena oli rakentaa malli lantakuoriaisten hajuaistin herkkyydestä. Koetilana toimi Kumpulan tiedekirjaston huoltokäytävä. Käytävä oli noin 70 m pitkä, 2 m korkea ja 1,5 m leveä. Käytävän lämpötila oli noin 18 °C ja siellä oli loisteputkivalaistus. Koeasetelma oli kuvan 17 mukainen. Lantakasa oli käytävän toisessa päässä. Vapautin kuoriaiset käytävän keskelle ja noin viiden metrin päähän kumpaankin suuntaan asensin ikkunapyydyksen, jonka pystysuuntaisen ikkunaosan pinta-ala oli 75 x 92 cm. Ikkunapyydykset olivat muunnelma aikaisemmin kuoriaisten pyytämiseen käytetyistä ikkunapyydyksistä (Hyvärinen ym. 2005, Martikainen & Kaila 2004).



Kuva 17. Yksinkertaistettu kuva koeasetelmasta pitkässä käytävässä. Lantakuoriaiset vapautettiin käytävän puoleen väliin vapautuspisteeseen. Käytävä oli noin 70m pitkä, 2m korkea ja 1,5m leveä. Ikkunapyydykset sijaitsivat noin viiden metrin päässä kummassakin suunnassa ja lanta käytävän toisessa päässä.

Ikkunapyydyks oli rakennettu jalkojen päälle niin, että pyydyksen alla oli noin metri vapaata ilmaa. Pyydyks oli pleksilasia, joka oli pystyssä kukkalaatikossa (Merlintreks 2005). Kukkalaatikossa oli pohjalla vettä ja saippuaa niin, että jos kuoriainen lentää päin lasia se tippuu veteen ja hukkuu.

Kokeen alussa jätin purkissa yksitoista kuoriaista yön yli sopeutumaan uuteen ympäristöön. Lajeina olivat *A. ater* (4), *A. rufipes* (4) ja *A. fossor* (3). Seuraavana päivänä vapautin kuoriaiset ja seurasin niiden toimintaa kahden tunnin ajan.

Lähtiessäni jätin käytävään valot päälle ja kävin seuraavana päivänä tarkistamassa ansat ja lantasyötin. Vapautin samalla käytävään uuden 20 kappaleen erän kuoriaisia (13 *A. ater*, 5 *A. rufipes* ja 2 *A. fossor*), vaihdoin tuoreen lannan ja sammutin valot. Seuraavana päivänä kävin taas laittamassa käytävään valot ja jätin lantakuoriaiset kahdeksi päiväksi käytävään.

3.6. Tilastolliset menetelmät

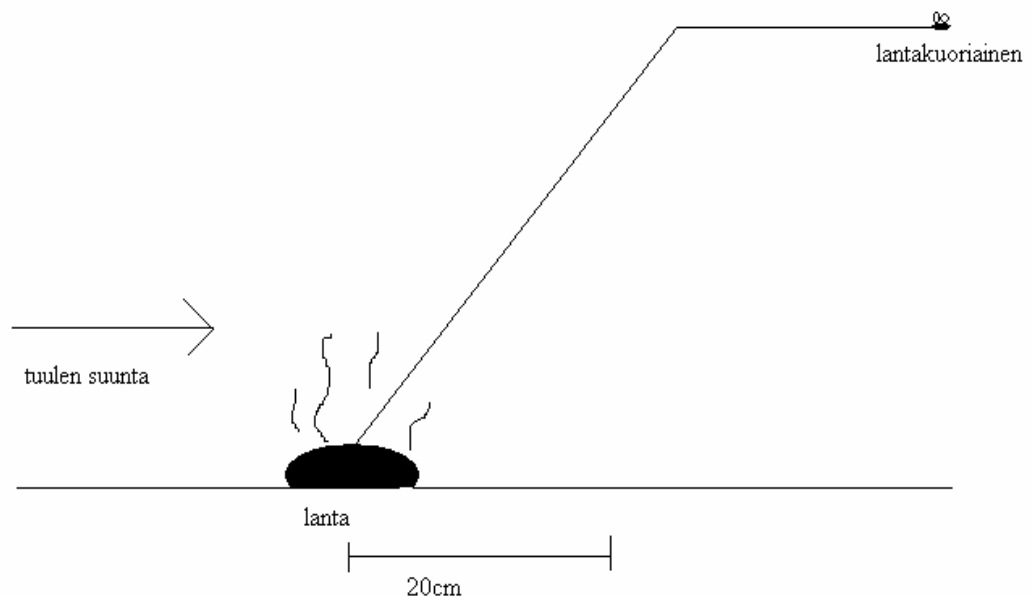
Tulosten analysoinnissa käsittelyjen ja jälleenpyynnin riippumattomuutta testasin kontingenssitaulukoiden avulla. Laskin vapautettujen ja jälleenpyydettyjen yksilöiden määrät käsittelykohtaisesti ja vertasin χ^2 testien avulla. Kontingenssitaulukojen erikoistapaus ovat nelikentät. Ne ovat kahdesta rivistä ja kahdesta sarakkeesta muodostuvia tauluja, jotka ovat erityisen hyviä pientenkin aineistojen hyödyntämiseen (Ranta ym. 1997). Käytin nelikenttätestiä, kun vertasin kahden eri käsittelyn vaikutusta jälleenpyyntiin. Tein testit SPSS ohjelmiston versiolla 13. Merkitsevinä tuloksina pidin sellaisia, joiden p-arvo oli alle 0,05.

4. TULOKSET

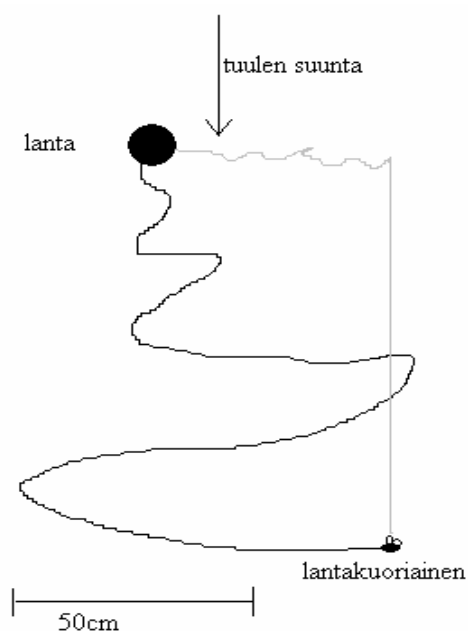
4.1. Lähestymiskäyttäytyminen

Luonnonvaraisten lantakuoriaisten etsimiskäytöksessä oli havaittavissa kolme erilaista taktiikkaa. Lantakuoriaiset joko lensivät suoraan lantakasaan (kuva 18), lähestyivät kasaa lentäen hitaasti siksakkia (kuva 19) tai laskeutuivat jonkin matkan päähän ja lähestyivät kasaa lyhyillä lentopyrähdyksillä (kuva 20). Kahdessa viimeisessä taktiikassa lantakuoriaiset saavuttivat kasan joko laskeutumalla noin puolen metrin päähän kasasta ja kävelemällä loppumatkan tai laskeutumalla suoraan kasaan. Yhteistä näille kaikille taktiikoille oli matala lentokorkeus, joka oli noin 40 cm maanpinnan yläpuolella. Toinen yhteinen tekijä strategioille oli se, että lantakuoriaiset lähestyivät kasaa aina vastatuuleen.

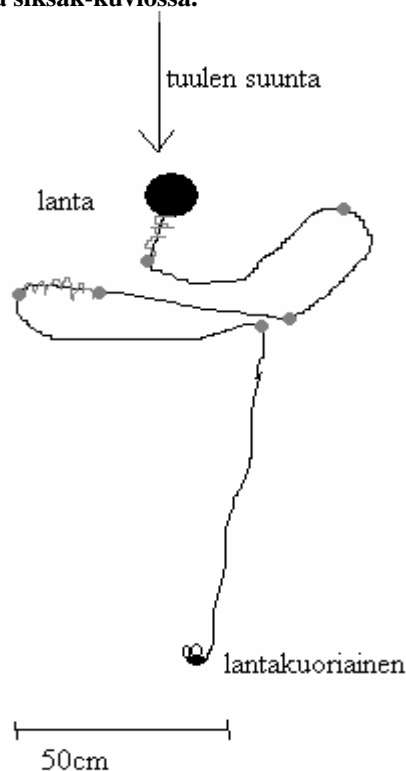
Harvinaisin lähestymistaktiikka oli lentää kasaan suoraan ja havaitsin sen vain muutaman kerran. Kaksi muuta taktiikkaa olivat suhteessa yhtä yleisiä. Siksak-lentokuvion leveys oli suurimmillaan 90 cm ja kapeni kasaa lähestyttäessä 40 cm levyiseksi. Ensimmäiset siksak-kuviot havaitsin noin 1,5 m päässä lannasta. Jos lähestyminen onnistui optimaalisesti, lantakuoriainen laskeutui lopuksi suoraan kasaan. Yleensä lantakuoriaiset kuitenkin laskeutuivat aluksi noin 50 cm päähän kasasta ja lähestyivät kasaa loppumatkan joko kävellen ja pysähtyen välillä haistelemaan tai sitten ne lähtivät uudestaan lentoon. Lantakuoriaisten kävellessä maassa ne näyttivät haistelevan innokkaasti pää ja tuntosarvet korkealla ilmassa. Lähtiessään uudestaan lentoon lantakuoriaiset ajautuivat usein kauemmas lannasta ja lentotaktiikka vaati usein useita pyrähdyksiä. Lentotaktiikan lentoradat noudattivat usein kuviota, joka muistutti kahdeksikkoo. Jos kuoriaiset lensivät lantakasan yli ylätuulen puolelle, ne kadottivat hajurintaman eivätkä enää löytäneet kasalle. 90°-kulma tuulensuuntaan nähden oli siis raja, jonka ylittyään kuoriainen kadotti hajun. Joissakin tapauksissa lantakuoriaiset saattoivat lentää suoraan kasan yli tai lentää sen yllä siksakkia paikallistamatta kuitenkaan lantakasaa.



Kuva 18. Lähestymistaktiikka yksi. Tässä taktiikassa lantakuoriaiset lensivät suoraan kasaa ja tuulta kohti. Lähestyessään lantaa ne pudottivat nopeasti korkeuttaan hajun voimistuessa ja laskeutuivat suoraan lannan päälle.



Kuva 19. Esimerkki lähestymistaktiikasta kaksi. Tässä taktiikassa lantakuoriaiset lensivät noin 40cm korkeudella tuulta vasten siksak-kuviossa, joka kapeni lantaa lähestyttäessä. Hyvin onnistuessaan kuoriainen laskeutui suoraan lantaan, mutta saattoi myös laskeutua hieman viereen ja kävellä loppumatkan lannalle. Harmaa lentorata kuvaa tapausta, jossa lantakuoriainen lentää tuulta vasten ja hajurintaman rajan (90°) saavuttaessaan kääntyy ja suunnistaa lannalle kapeassa siksak-kuviossa.



Kuva 20. Esimerkki lähestymistaktiikasta kolme. Tässä taktiikassa lantakuoriaiset laskeutuivat ennen lantaa ja lähestyivät sitä pienin pyrähdyksin välillä maassa kävellen. Harmaat pisteet esimerkkilentoradan eri kohdissa kuvaavat laskeutumispisteitä ja harmaa siksak-kuvio kuvaa kuoriaisen kävellen kulkemaa matkaa.

Kokeissa havaitsin runsaasti myös toisen lantaan erikoistuneen eliöryhmän edustajia. Lantakärpäset (Scathophagidae) pörräsivät lannan yllä kaikissa tarkkailutilanteissa, joissa havaitsin useita lantakuoriaisia. Esimerkiksi 28.8. lantakasan ympärillä liikkui jatkuvasti parikymmentä yksilöä. Peitetyn ja paljaan lantakasan välillä oli lantakärpästen kohdalla kasojen houkuttelevuudessa havaittavissa selvä ero: näkyvän lannan yllä lensi jopa 3/4 kaikista havaitsemistani kärpäsisistä. Lantakuoriaisten kohdalla näin selvää eroa ei ollut havaittavissa, vaikka paljas kasa houkuttelikin muutaman yksilön enemmän.

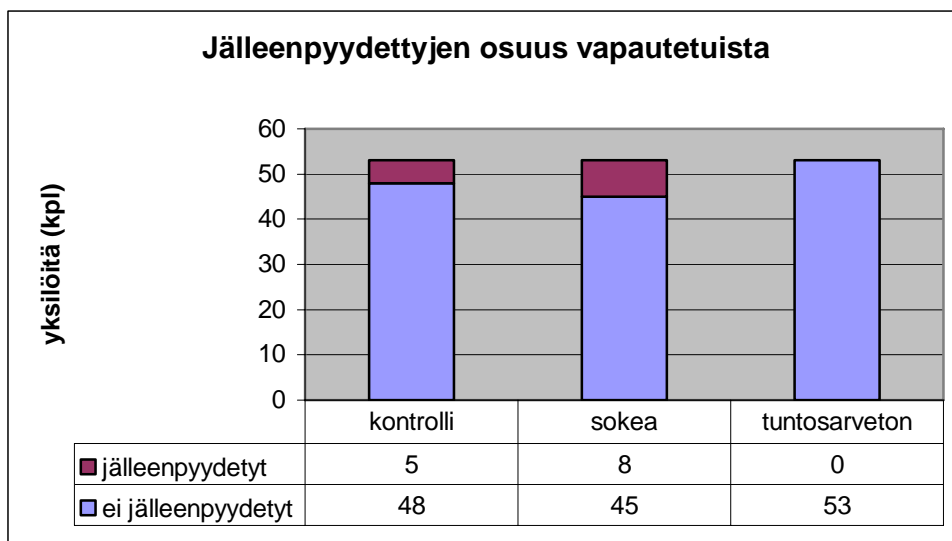
4.2. Haju- ja näköaistin merkitys lannan paikallistamisessa

Kun eliminointikokeen alussa tarkkailin lantakuoriaisten käyttäytymistä käsittelyjen jälkeen, kuoriaiset pyrkivät vapautuksen jälkeen piiloutumaan kasvillisuuden sekaan. Kahdessa ensimmäisessä vapautuserässä kuoriaisista osa kiipesi korsia ylös ja muutamia lähti lentoon reilun puolen tunnin kuluttua vapauttamisesta. Suurin osa kuoriaisista jatkoi kuitenkin piileskelyä vielä muutaman tunnin kuluttua. Lentoon lähteneistä kuoriaisista enemmistö lensi tuulen mukana lannasta poispäin ja vain muutama lensi lantaan päin.

Selvittääkseni mitä kuoriaiset tekivät useamman tunnin päästä vapautuksesta kaivoin kuoppapyydyksen vapautuspaikan viereen. Muutaman päivän päästä toisesta vapautuskokeesta kuoppapyydyksestä löytyi viisi ja viikon päästä kahdeksan yksilöä (taulukko 4, kuva 21). Lantakuoriaiset reagoivat siis vapautuksen jälkeen lannan hajuun vasta useiden tuntien kuluttua. Jälleenpyydettyjen yksilöiden osuus oli kaikissa ryhmissä varsin pieni (taulukko 4). Tekemilläni aistien käsittelyillä oli kuitenkin selvästi vaikutusta jälleenpyyntiin. Käsiteltyjen ryhmien jälleenpyynti oli merkitsevästi erilaista ($\chi^2=8.21$, $df=2$, $P=0.02$) kuin kontrolliryhmällä. Kun vertasin kahden eri käsittelyn vaikutusta jälleenpyyntiin, näyttäisi siltä, että käsittelyt vaikuttaisivat eri tavoin lantakuoriaisten kykyyn löytää lantaa ($\chi^2=8,65$, $df=1$, $P=0.003$). Sokeiden ja tuntosarvettomien kyvyssä löytää lantaa näyttäisi siis olevan selvä ero.

Taulukko 4. Vapautetut ja jälleenpyydettyt yksilöt alustavissa kokeissa.

		jälleenpyydetty		Yhteensä
		ei	kyllä	
vapautettu	kontrolli	48	5	53
	sokea	45	8	53
	tuntosarveton	53	0	53
Yhteensä		146	13	159

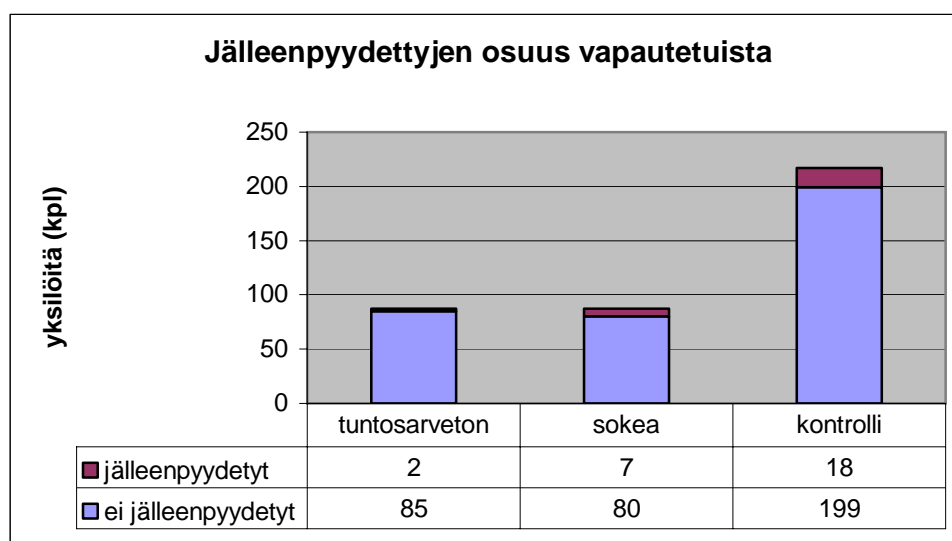


Kuva 21. Jälleenpyydettyjen yksilöiden osuus vapautetuista yksilöistä alustavissa kokeissa.

Alustavien kokeiden jälkeen jatkoin tarkentavilla kokeilla käyttäen erilaisia pyydyksiä käsittelyjen lisäksi. Tarkentavissa kokeissa sain jälleenpyyntejä myös tuntosarvettomista (taulukko 5). Kolmen ryhmän välillä ei näyttäisi olevan merkittävää eroa jälleenpyynnissä ($\chi^2=3.70$, $df=2$, $P=0.2$). Tuntosarvettomista yksilöistä tuli kuitenkin tässäkin kokeessa muita vähemmän jälleenpyyntejä (taulukko 4, kuva 21), ja ero sokaistujen ja tuntosarvettomien yksilöiden välillä oli suuntaa antava ($\chi^2=2.93$, $df=1$, $P=0.09$).

Taulukko 5. Vapautetut ja jälleenpyydettyt yksilöt tarkentavissa kokeissa.

		jälleenpyydetty		Yhteensä
		ei	kyllä	
vapautettu	tuntosarveton	85	2	87
	sokea	80	7	87
	kontrolli	199	18	217
Yhteensä		364	27	391

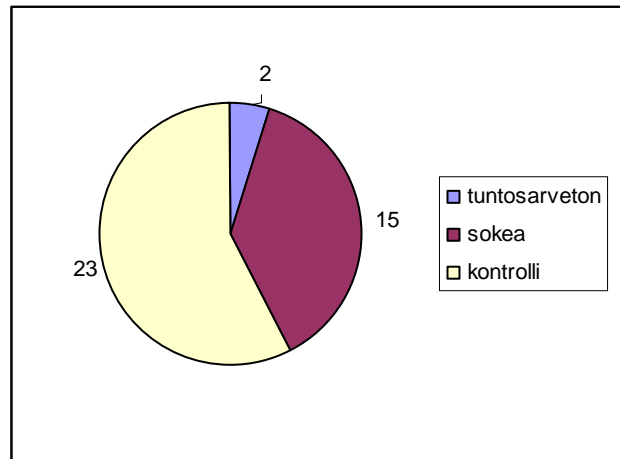


Kuva 22. Jälleenpyydettyjen yksilöiden osuudet vapautetuista yksilöistä tarkentavissa kokeissa.

Kun laskin yhteen alustavien ja tarkentavien kokeiden tulokset (taulukko 6) havaitsin, että eri tavoin käsiteltyjen yksilöiden jälleenpyyntiosuudessa oli tilastollisesti merkitsevä ero ($\chi^2=10.584$, $df=1$, $P=0.001$) ja kahden käsitellyn ryhmän välillä samoin ($\chi^2=10.171$, $df=2$, $P=0.006$). Sillä, mitä aisteja vapautetulla yksilöllä oli käytössään (näkö, haju vai molemmat) oli siis tilastollisesti merkittävä vaikutus sen kykyyn löytää lantasyötti (kuva 22).

Taulukko 6. Vapautetut ja jälleenpyydettyt yksilöt molemmissa kokeissa yhteensä.

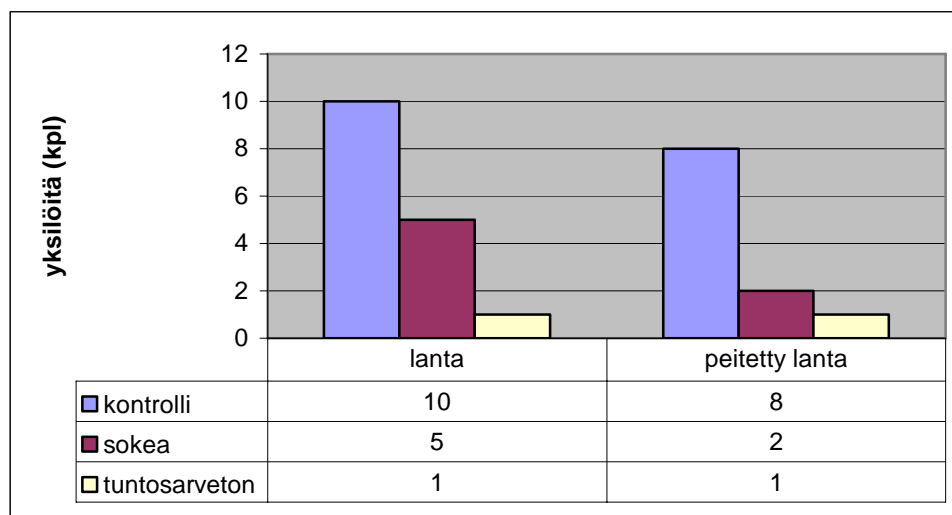
		jälleenpyydetty		Yhteensä
		ei	kyllä	
vapautettu	tuntosarveton	138	2	140
	sokea	125	15	140
	kontrolli	247	23	270
Yhteensä		510	40	550



Kuva 23. Eri tavalla käsiteltyjen yksilöiden osuudet takaisinpyydytyistä lantakuoriaisista. Vapautetuista tuntosarvettomista yksilöistä takaisinpyydyttiin 1,43 %, vapautetuista kontrolleista takaisinpyydyttiin 8,52 % ja vapautetuista sokeista yksilöistä takaisinpyydyttiin 10,71 %.

Selvittääkseni vaikuttaako silmien maalaaminen merkittävästi lantakuoriaisten kykyyn löytää lantaa, vertasin sokeiden ja kontrollien jälleenpyynnin suuruutta. Alustavissa kokeissa ($\chi^2=0.79$, $df=1$, $P=0.4$), tarkentavissa kokeissa ($\chi^2=0.005$, $df=1$, $P=0.9$) sekä kummankin kokeen yhteenlaskettujen yksilöiden vertailuissa ($\chi^2=0.53$, $df=1$, $P=0.5$) varmistui, ettei kontrolliryhmän ja sokeiden yksilöiden välillä ollut tilastollisesti merkittävää eroa. Kontrollikuoriaiset ja sokeutetut kuoriaiset löysivät toisin sanoen lantaa yhtä hyvin. Koska aiemmin todistin, että tuntosarvettomien ja sokeiden yksilöiden välillä on merkitsevä ero, voidaan päätellä, että myös tuntosarvettomien ja kontrolliyksilöiden välillä on merkitsevä ero. Tuntosarvettomat löytävät lantaa siis merkitsevästi huonommin kuin sekä sokeat että kontrolliyksilöt.

Erilaiset ansatyypit erottuivat siten, että näköislanta ei houkuttellut ainuttakaan yksilöä, peitetty lanta houkutteli yhteensä 23 yksilöä ja paljas lanta 37 yksilöä. Näistä yksilöistä 16 lannalla pyydettyä ja 11 peitetyllä lannalla pyydettyä yksilöä kuului varmuudella vapauttamiini yksilöihin (kuva 24). Muut yksilöt olivat merkkeamattomia eli joko luonnosta tulleita tai merkkinsä menettäneitä lantakuoriaisia.



Kuva 24. Lantakuoriaisten jakautuminen erilaisten ansojen välillä. Ansoissa käytettiin pyydyksinä tavallista lantakasaa, ohuella valkoisella kankaalla peitettyä lantakasaa ja lannan näköistä ruskeaa muovikasaa. Näköislantapyydykseen ei koko aikana lentänyt ainuttakaan yksilöä

4.3. Lannan hajun orgaaniset yhdisteet

Taulukossa 7 on esitettyinä lehmänlantanäytteestä tunnistetut ja kvantifioidut hajua aiheuttavat haihtuvat orgaaniset yhdisteet. Lisäksi taulukossa on näytteissä hajua aiheuttavien yhdisteiden hajunkuvaukset sekä kyseessä oleville yhdisteille kirjallisuudessa esitettyjä hajukynnysten arvoja ilmassa ja/tai vedessä.

Näytteessä havaittiin lannalle tyypillisen ja epämiellyttävän hajun aiheuttavat yhdisteet. Näitä olivat para-kresoli, indoli ja skatoli. Myös fenolia löytyi jonkin verran. Indolin ja skatolin pitoisuudet olivat kuitenkin kohtalaisen pienet.

Muita hajua aiheuttavia ja suurimpina pitoisuuksina esiintyviä yhdisteitä näytteessä olivat karboksyylihapot (erityisesti etikkahappo, propaanihappo ja butaanihappo), pelkistyneet rikkiyhdisteet (erityisesti dimetyylisulfidi (DMS) ja dimetyylidisulfidi (DMDS)) sekä alkoholeista 1-propanoli ja 1-butanoli.

Taulukko 7. Hajua aiheuttavat, haihtuvat orgaaniset yhdisteet lehmän lannassa. Taulukossa esiintyvä ”nq” tarkoittaa olematonta pitoisuutta (eng. not quantifiable).

yhdiste	pitoisuus, µg/g	hajukynnys ilmassa (µg/m ³)	hajukynnys vedessä (µg/l)	hajunkuvaus
<i>rikkiyhdisteet</i>				
metyylimerkaptani	0,004	1,6	0,024	mädäntynyt
dimetyylisulfidi (DMS)	0,345	0,3	9,0	mädäntynyt
dimetyylidisulfidi (DMDS)	0,142	0,1	1,0	mätä kaali
3-metyyli tiofeeni	0,0007	-	-	sipulinen, valkosipuli
dimetyylitrisulfidi	0,002	-	-	mädäntynyt
<i>karboksyylihapot</i>				
etikkahappo	31,56	250	-	etikka
propaanihappo	8,692	3,0	-	hapan, pilaantunut
2-metyyli propaanihappo	0,441	-	-	hapan, kitkerä
butaanihappo	4,230	0,4	-	eltaantunut, hiki
3-metyyli butaanihappo	0,765	-	-	hapan, eltaantunut
2-metyyli butaanihappo	0,361	-	-	hapan, paha juusto
pentaanihappo	0,938	-	-	hikinen, paha
<i>typpi yhdisteet</i>				
indoli	0,028	5,2	370	koipallot, uloste
skatoli	0,016	7,0	1,2	koipallot, uloste
<i>aromaattiset yhdisteet</i>				
tolueeni	0,009	80	42	liuotin
bentsaldehydi	nq	0,8	-	imelä, karvasmanteli
fenoli	0,237	46	7900	liuotin, imelä
p-kresoli	1,197	0,005	-	lanta, hevonen
<i>alkoholit</i>				
2-propanoli	0,562	-	-	imelä, alkoholi
1-propanoli	1,696	-	-	-
2-butanoli	0,277	400	7200	imelä
2-metyyli-1-propanoli	0,072	36	-	-
1-butanoli	2,881	-	7200	imelä, alkoholi
3-metyyli-1-butanoli	0,024	-	-	imelä, mallasmainen
2-metyyli-1-butanoli	0,025	-	-	imelä
1-pentanoli	0,368	400	-	makea, eetterimäinen
<i>aldehydit</i>				
butanaali	0,014	0,84	-	-
3-metyyli butanaali	0,008	1,6	-	-
heksanaali	0,012	28	-	vihreä lehväs
heptanaali	0,0004	6	-	pellava, rasvainen
oktanaali	0,005	7,8	-	öljyinen, kitti
nonanaali	0,017	0,3	-	talimainen, öljyinen
<i>ketonit</i>				

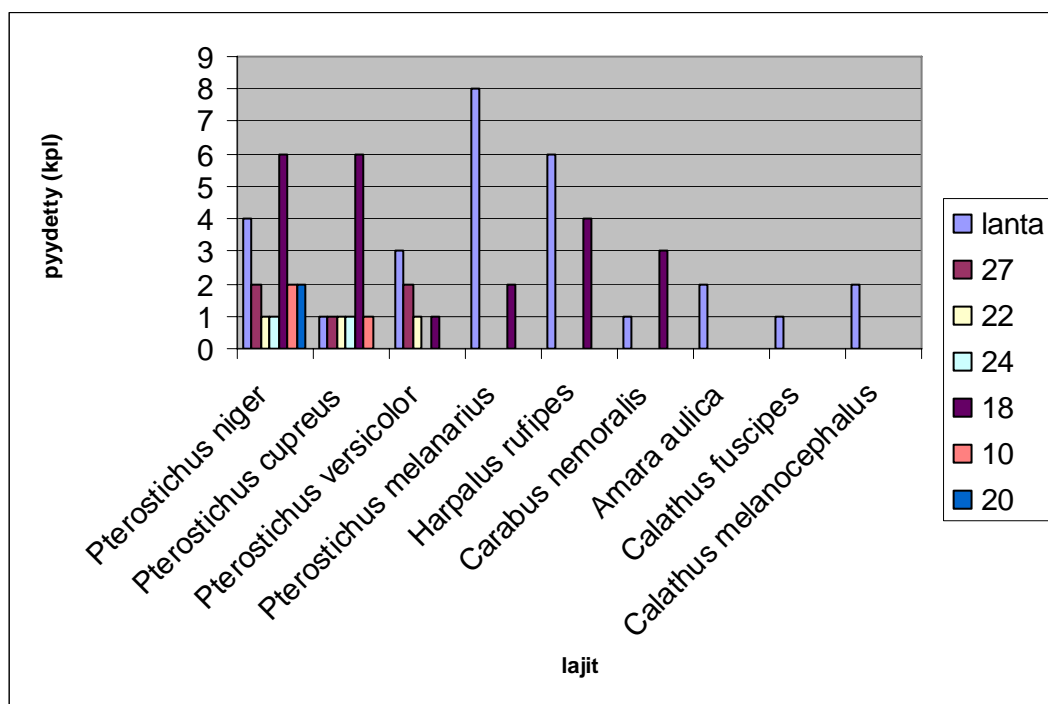
2,3-butaanidioni	0,009	0,7	-	voi, toffee
2-butanoni	0,054	750	-	imelä, asetoni
2-pentanoni	0,005	-	-	makea
2-heksanoni	0,0003	480	-	eetterimäinen
<i>karboksyylihappojen esterit</i>				
etikkahapon metyyliesteri	0,004	700	-	-
etikkahapon etyyliesteri	0,063	19,6	-	makea, liimamainen
propanihapon etyyliesteri	nq	-	-	-
etikkahapon butyyliesteri	0,003	30	-	hedelmäinen

4.4. Eri kemikaalien houkuttelevuus

Viikin pelloilla olleista kuoppapyydyksistä sain pyydettyä kaikkien kokeiden aikana kolme lantakuoriaista, joista kaksi oli butaanihappo - pyydyksessä (*A. ater* ja *A. fossor*) ja yksi (*A. fossor*) p-kresolin ja butaanihapon yhdistelmässä. Muista ansoista en saanut ainuttakaan lantakuoriaista. Kontrolliansoissa oli jokaisella tarkastuskerralla yli kymmenen kuoriaista.

Lennätyshäkissä olleista kemikaalipyydyksistä en saanut reilun kahden viikon aikana pyydettyä ainuttakaan yksilöä. Kontrolliansoilla sain pyydettyä yhteensä neljä yksilöä. Kahdesta kontrollikasasta löysin vuorokauden jälkeen kellutuksen avulla 18 yksilöä, joista yhdeksän oli *A. rufipesia*, kolme *A. fossoria* ja kuusi *A. fimetariusta*.

Lennätyshäkin kuoppapyydyksiin jäi kokeitteni aikana paljon maakiitäjäisiä. 4.-9.8.2005 välisellä ajalla pyydyksiin jääneet kuoriaiset on esitetty alla olevassa kuvassa 25. Suurin osa pyydyksiin jääneistä kuoriaisista oli avointen pienympäristöjen tunnuslajeja, jotka esiintyvät häkissä luonnostaan. *Pterostichus melanarius* on yleinen sekä metsissä että avohabitaateissa ja *P. niger* viihtyy kuusimetsissä (Venn julkaisematon).



Kuva 25. Ahvenanmaalla perhostenlennätyshäkissä kuoppapyydyksillä pyydetty maakiitäjäiset. Pyydyksiin pudonneet maakiitäjäiset on huomioitu ajalta 4.-9.8.2005. Selitteen numerot vastaavat syöttien kemikaaleja taulukon 3 mukaisesti.

4.5. Lantakuoriaisten hajuaistin herkyys

Kun käytäväkokeessa vapautin kuoriaiset purkista käytävän lattialle, noin puolet kuoriaisista lähti kävellen etsimään suojaa ja muut pysyivät vapautuspaikalla paperin alla koko tarkkailun ajan. Yksi kuoriainen lähti lentoon, mutta yritti lentää kohti lähintä valoa eikä liikkunut käytävässä kumpaankaan suuntaan. Jätin käytävään valot päälle ja seuraavana päivänä tarkistin ansat ja lantasyötin. Ansoista eikä lannasta löytynyt yhtään yksilöä. Vapautin käytävään uuden 20 yksilön erän kuoriaisia, vaihdoin tuoreen lannan ja sammutin valot. Seuraavana päivänä uuden erän kuoriaiset eivät olleet liikkuneet vapautuspaikalta, joten jätin ne seuraavaksi valojen kanssa kahdeksi päiväksi käytävään. Kun lähes viikon aikana lantakuoriaiset eivät olleet lähestyneet lantaa, totesin, että koejärjestelyssä täytyy olla jotakin vialla. Ajan puutteen vuoksi en pystynyt jatkamaan kokeen kehittelyä eteenpäin.

5. TULOSTEN TARKASTELU

Lantakuoriaiset elävät lyhytikäisellä ja pirstoutuneella resurssilla. Tämä työ osoittaa, miten tarkasti ne ovat sopeutuneet resurssinsa tehokkaaseen löytämiseen. Kokeissani havaitsin, että lantakuoriaiset etsivät lantaa hajuaistinsa avulla seuraten hajujälkeä ilmassa vaihtelevilla tekniikoilla.

5.1. Lähestymiskäyttäytyminen

Lähestymistaktiikoista suora lento kasaan vaikuttaa harvinaisuudessaan lähinnä sattumankaupalta. Lantakuoriainen on luultavasti matkalennolla ja sattuu lentämään juuri kasan yli, jolloin se hajun havaittuaan pudottaa nopeasti korkeutta ja laskeutuu suoraan lantaan. Samanlaisia johtopäätöksiä on tehty jo vuonna 1966 (Halffter & Matthews 1966).

Pätkittäinen lentolähestymistaktiikka on kuvattu hyönteisillä jo aiemmin. Tietyt hyönteiset reagoivat ilmassa oleviin kemikaaleihin lentäen tuulta vasten pienissä pyrähdyksissä, laskeutuen välillä maahan kävelemään ja orientoitumaan samalla tuulta kohti. Tämän strategian pitäisi toimia, jos pyrähdyksistä ei tule liian pitkiä, jolloin hyönteisen tekemä orientaatio oikeaan suuntaan katoaa (Dusenbery 1992). Havaitsin useita tapauksia, jolloin kuoriaisten pyrähdyksistä tuli liian pitkiä ja ne kadottivat seuraamansa hajujäljen. Tämän jälkeen kuoriaiset joko lensivät pois tai jos sattui löytämään hajurintaman, aloittivat lähestymisen uudestaan.

Kuoriaisten taipumus lentää kasan yli tai jopa harhailla sen yllä viittaa siihen, ettei näköhavainnolla ole niille merkitystä lannan löytymisen kannalta (Halffter & Matthews 1966). Samaan viittaisi peitetyn lannan lähes yhtä suuri houkuttelevuus tavalliseen lantaan verrattuna, joka näkyi myös pyydyskokeissa. Ero peitetyn ja näkyvän kasan välillä johtuu mahdollisesti siitä, että haju ei päässyt leviämään lakanan alta samalla lailla kuin näkyvästä kasasta. Peitetyn lannan hajuprofiili oli erilainen ja sen sijainti tästä johtuen ehkä hankalampi hahmottaa.

Lajin lentotaito ja lento-olosuhteet, kuten kasvillisuuden korkeus ja tuulen nopeus, vaikuttavat todennäköisesti lähestymisen haasteellisuuteen ja onnistumiseen. Puuskittainen ja kova tuuli sekoittavat hajujälkiä (Bradbury & Vehrencamp 1998) ja saattavat heitellä kuoriaisia ilmassa. Lisätutkimusta tarvitaan kuitenkin vielä tuulen nopeuden, topografian ja ilmaston vaikutuksista hajun leviämiseen, sekä hyönteisten kyvystä sopeutua muuttuviin olosuhteisiin (Dusenbery 1992). Maaston kasvillisuuden korkeus näytti omien havaintojeni pohjalta vaikuttavan ainakin lentokorkeuteen. Paikalla, jossa kasvillisuutta ei ollut, kuoriaiset lähestyivät kasaa jopa 20 cm korkeudessa. Ruohikkoisilla paikoilla taas lentokorkeus oli yleisesti noin 40 cm korkeudella. Muutamana tarkkailupäivänä en havainnut ainuttakaan yksilöä. Syitä lantakuoriaisten poissaoloon on vaikea päätellä. Ehkä valitsemani lantanäyte ei kiinnostanut lantakuoriaisia tai tuuli kuljetti hajua alueelle, jossa lantakuoriaisia ei yksinkertaisesti ollut. Tuuli- tai lämpötilaolosuhteet eivät poikenneet muista tarkkailupäivistä. Huomattavaa oli, että lantakärpästen määrä oli kyseisinä päivinä normaalia pienempi. Ehkä kyseessä oli siis jokin tuntematon tekijä, jota en mittaamillani parametreilla pysty arvioimaan.

Varsinaiset lähestymistaktiikat vaihtelevat luultavasti lajeittain ja jopa lajin sisällä. Hyönteisen tapa etsiä ravintoa tietyllä tavalla määräytyy geneettisten ominaisuuksien ja ympäristön heterogeenisyyden yhteisvaikutuksesta. Lajien väliset ja lajien sisäiset erot lentostrategioissa heijastavat eroja geneettisesti tallennetuissa ohjeissa. Nämä ohjeet ovat luonnonvalinnan tuote, johon vaikuttavat resurssien jakautuminen, adaptaatiot energiasyötön kasvattamiseksi lajispesifisten fysikaalisten rajojen sisällä, sekä selektio, joka aiheutuu erilaisesta saalistuspaineesta eri lajeille. Lentostrategiat, jotka ovat hyvin tehokkaita, johtavat sen käyttäjien selektioon ja kasvattavat näiden yksilöiden kelpoisuutta ja tätä kautta niiden jälkeläistuotantoa ja todennäköisyyttä selviytyä. Selektio voi kohdistua useampiin fenotyyppeihin, jotka ovat ratkaisuja joko samaan ongelmaan tai eri ongelmiin. Selektiivisenä etuna lentostrategioiden muuntelu lajin sisällä mahdollistaa käyttäytymismuutoksen reaktion ympäristön muutoksille, kuten muutoksille predaatiossa tai resurssien laadussa ja saatavuudessa (Bell 1985).

5.2. Haju- ja näköaistin merkitys lannan paikallistamisessa

Manipuloimalla lantakuoriaisten aistimaailmaa sain tuloksia, jotka osoittavat melko yksiselitteisesti, että hajuaisti todellakin on tärkein aisti lannan paikallistamisessa. Jälleenpyydettyjen yksilöiden osuus oli kaikissa käsittelyissä varsin pieni (<11 %, kuva 24). Suurin osa lantakuoriaisista siis joko menehtyi tai lensi pois koealueelta. Pyydetyt yksilöt riittivät kuitenkin tuomaan esille eron haju- ja näköaistin välillä.

Alustavassa eliminointikokeessa tuntosarvettomia ei jälleenpyydetty lainkaan. Jälleenpyynnin puuttuminen johtuu luultavasti siitä, että ilman tuntosarvia lantakuoriaiset eivät pystyneet suunnistamaan lannalle. Kokeessa näkyi selvä ero ryhmien välillä, joten tutkimusta kannatti jatkaa. Koska alustavissa kokeissa näytti, että kuoriaiset reagoivat vapautuksen jälkeen vasta monen tunnin kuluttua ympäristön ärsykkeisiin, päätin jatkaa käsiteltyjen yksilöiden tutkimista erityyppisillä ansoilla pelkän käyttäytymisen tarkkailun sijaan.

Tarkentavissa kokeissa vapautuspaikka oli riippuen pyydyksestä vähintään neljä metriä kauempana, kuin alustavissa kokeissa. Lantakuoriaiset joutuivat siis liikkumaan huomattavasti pidemmän matkan löytääkseen lannan. Näissä kokeissa kaikkien ryhmien välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa. Tämä tulos saattaa kuitenkin johtua kontrolloidun yksilöiden ja sokeiden yksilöiden jälleenpyyntisuhteiden samankaltaisuudesta. Se, että sokeat löytävät lannan lähes yhtä hyvin kuin käsittelemättömät viittaa siihen, että lantakuoriaiset eivät tarvitse näköaistiaan lannan löytämiseen.

Kaikissa kokeissa jälleenpyydettiin vain kaksi tuntosarvetonta yksilöä. Tämä todistaa kuitenkin, että raju käsittely ei ole tehnyt kuoriaisista täysin toimintakyvyttömiä. Se, että lantakuoriaiset löytäisivät lantaa korkeassa heinikossa täysin ilman hajuaistiaan, tuntuu epätodennäköiseltä. Selitys saattaa löytyä siitä, että antennissa on aistinkarvoja koko matkalla ja vaikka poistinkin leikkaamalla valtaosan hajusoluista, lantakuoriaisille on voinut jäädä niitä sen verran, että kuoriaiset ovat pystyneet suunnistamaan lannan luo.

Aistien epätäydellisen eliminaation lisäksi on olemassa muitakin virhelähteitä. Toinen mahdollinen virhelähde näissä kokeissa oli merkkauksien pysyvyyden epävarmuus. Lantakuoriaisten värimerkit pysyivät vankeudessa hyvin, vaikka kuoriaiset kaivautuivat ahkerasti paperien läpi. Ansoissa oli kuitenkin useita merkittäviä yksilöitä, joita ei voinut tunnistaa vapauttamikseni lantakuoriaisiksi. Vaikka koepaikalla oli vain muutama lantakasa, on todennäköistä, että osa lantakuoriaisista oli tullut reilun kilometrin päästä Viikin koetilan pelloilta, jossa lantaa on tarjolla hyvin runsaasti. Lantakuoriaisten liikkuminen laidunten välillä taantuu hyvin nopeasti etäisyyksien kasvaessa, ja yli kilometrin pituiset liikkeet ovat melko epätodennäköisiä (Roslin 2000). Luultavasti joiltakin yksilöiltä merkkaukset on kuitenkin irronnut ja tämä vaikuttaa tuloksiin. Kolmas mahdollinen virhelähde on onnettomuus, joka tapahtui yhdelle vapautuserälle. Tämä erä, jossa vapautin 23 tuntosarvetonta, 23 sokeaa ja 38 kontrollikuoriaista, jäi luultavasti ainakin osittain traktorin alle ja kuoli, kun vapautuspaikalta leikattiin heinä. Tosin koska kaikilla kuoriaisilla oli yhtä suuri todennäköisyys menehtyä, tilastollisesti tämän ei pitäisi vaikuttaa tuloksiin. Ainoastaan jälleenpöyhtien määrä on saattanut pienentyä tapahtuneen johdosta.

Kaikista vapautetuista yksilöistä tuntosarvettomat löysivät lantaa heikoiten. Sokeitten ja käsittelemättömien yksilöiden välillä taas ei ollut eroa. Tulokset olivat odotetunlaisia, sillä kaikki aikaisemmat tutkimukset lantakuoriaisilla viittasivat vahvasti hajuaistin tärkeään rooliin. Koska resurssin paikallistaminen on niin tärkeää suorittaa tehokkaasti, olisi lantakuoriaisille mahdollisesti kehittynyt tarkempi näköaisti, jos näköhavainnot olisivat niille tärkeitä. Lisäksi nämä lantakuoriaislajit näyttävät lentävän niin matalalla, että ne näkisivät lannan kuitenkin vasta kun ovat jo hyvin lähellä kasaa, jolloin tarkasta näköaistista ei ole niin suurta hyötyä. Hajuaisti näyttää taas kehittyneen hyvin herkäksi ja lantakuoriaiset saavat sen avulla monenlaista informaatiota niiden ravinnosta, alkaen sen sijainnista.

5.3. Eri kemikaalien houkuttelevuus

Viikin pelloilla tehdyistä kemikaalikokeista en saanut erityisen vakuuttavia tuloksia. Kaikki kolme pyydettyä yksilöä tosin löytyivät butaanihappoa sisältäneestä ansasta. Tästä voisi päätellä, että butaanihappo olisi yksi houkutteleva kemikaali, mutta vähäisistä yksilömääristä johtuen tulokset eivät ole tilastollisesti merkittäviä.

Tulokset eivät olleet kovin yllättäviä, sillä aineiden valinnassa ja annostelussa ei ollut käytettävissä riittävästi tietoa. Hyönteisten hajuhavainnot perustuvat yleensä muutamaa kemikaaliin ja niiden yhdistelmiin (Schmitt ym. 2004, Huotari 2004, Gittings & Giller 1998). Eri lantakuoriaislajit suosivat hajuaistinsa avulla jossain määrin eri eläinten lantaa (Dormont ym. 2004). Lisäsi muut tekijät, kuten lannan kosteus, fyysiset parametrit ja ravintoarvo vaikuttavat sopivan lannan valinnassa (Hanski ja Cambefort 1991, Gittings & Giller 1998). Koska lantakuoriaislajien välillä on erilaisia preferenssieroja lannan ominaisuuksien suhteen, kuoriaiset luultavasti käyttävät erottelemiseen kemikaaliyhdistelmiä. Lannassa täytyy olla jokin kemikaali tai kemikaaleja, jonka avulla lantakuoriaiset ensin erottavat lannanhajun muista hajuista. Tämän lisäksi lantakuoriaiset käyttävät luultavasti muutamaa muuta kemikaalia lannan muiden ominaisuuksien havainnoimiseen.

Kokeet lennätyshäkissä eivät tuottaneet sen parempia tuloksia kuin kokeet avoimella pellolla. Kontrolliansoilla pyydettyjen yksilöiden pieni määrä viittaa siihen, että jostakin syystä pyydykset eivät toimineet odotetusti. Koska kahden luonnollisen kasan avulla sain pyydettyä lähes kaksikymmentä yksilöä, kyse ei voi olla lantakuoriaisten häviämisestä tai inaktiivisuudesta. Kokeiden aikana ilma oli lähes helteinen, joten huono ilmakaan ei voi selittää kuoriaisten käytöstä. Ehkä kemikaalien pitoisuudet olivat liian suuria tai pieniä ja pyydykset sijaitsivat liian lähekkäin. Lantakuoriaisten oli ehkä vaikea hahmottaa mistä eri hajut tulivat ja hajujen intensiteetit saattoivat olla aivan liian suuria tai pieniä kuoriaisten houkuttelemiseen. Lantakuoriaisia houkutteleva haju onkin luultavasti yhdistelmä, jossa kemikaalit esiintyvät tiettyinä pitoisuuksina ja tietyssä suhteessa toisiinsa.

Maakiitäjäisten määrät eivät juuri eronneet eri syöttityyppien välillä, joten äkkiä katsottuna saalismäärät kuvastanevat yksilöiden satunnaista liikkumista häkin sisällä. Tuloksista voidaan kuitenkin vetää muitakin johtopäätöksiä. Ensinnäkin kuvassa 25 lantapylväät ja yhdisteen 27 pylväs ovat selvästi muita korkeampia, ja vaikka esim. yhdisteen 13 pyydys sijaitsi aivan pyydyksen 27 vieressä (kuva 13) siihen ei ole pudonnut ketään. Toiseksi viisi kuudesta maakiitäjäisiä pyytäneistä kemikaaleista sisälsi butanonia, butanolia tai butaanihappoa. Kaikissa näissä yhdisteissä on neljä hiiliatomia. Olisiko mahdollista, että neljän hiiliatomin yhdistelmä on jollakin lailla merkityksellinen useammille hyönteislajeille? Aiemmin mainitsemassani tutkimuksessa mehiläisten hajuaistin erottelukyvystä oli huomattu, että yhtä pitkät tai lähes yhtä pitkät hiiliketjut olivat mehiläisille vaikeita erottaa toisistaan ja aiheuttivat samantyyppisiä reaktioita antennilohkossa. Samanlaisia hiiliketjujen pituuteen liittyviä erotteluvaikeuksia on havaittu myös muutamilla nisäkäslajeilla. Käyttäytymiskokeilla ja elektrofysiologisilla kokeilla saadut tulokset viittaavat siihen, että hiiliketjun pituus alifaattisissa aineissa, riippumatta niiden kemiallisesta luokasta, on vuorovaikutuksen kriittinen determinantti ärsykemolekyylin ja sen reseptorin välillä sekä selkärangaisilla, että hyönteisillä (Laska ym 1999). Ehkä jokin tarjoamistani kemikaaleista oli maakiitäjäisille tärkeä aine tai tarjoamani kemikaalit mahdollisesti muistuttivat sitä rakenteeltaan.

5.4. Lantakuoriaisten hajuaistin herkkyyys

Koejärjestelmä tuulettomassa käytävässä oli suunniteltu mittaamaan lantakuoriaisten hajuaistin herkkyyttä. Tämä koe ei kuitenkaan toiminut odotetusti. Käytävään vapauttamani yksilöt eivät yrittäneet etsiä lantaa, vaan niiden käytös viittasi lähinnä haluun piiloutua tai paeta paikalta. Syynä tähän käytökseen on luultavasti lantakuoriaisille liian outo ympäristö, joka ei houkutellut niitä etsimään ravintoa. Toisaalta koska lähestyminen tapahtuu havaintojeni mukaan yksinomaan vastatuuleen, tuuleton tila voi estää lantakuoriaisia hahmottamasta hajulähteen sijaintia. Ehkä pelkkä hajugradientti ei riitä, vaan kuoriaiset nimenomaan tarvitsevat ilmapirran, jonka avulla ne hahmottavat mistä haju kulkeutuu. Tähänastisissa tutkimuksissa hajulähteen

paikallistamista on tutkittu nimenomaan erilaisissa tuuliolosuhteissa (Dusenbery 1992, Bradbury & Vehrencamp 1998, Kennedy 1983, Willis 2005). Pystyvätkö lantakuoriaiset siis lainkaan etsimään ravintoa tyynellä säällä? Tähän kysymykseen on vaikea vastata ja se vaatisi lisää kokeita. Koetta voisi kehittää tutkimalla kuoriaisten käyttäytymistä, kun käytävään synnytetään ilmavirta kasalta kuoriaisiin päin tai toiseen suuntaan. Mahdollista reaktiokynnystä voisi testata kasvattamalla asteittain tuulen voimakkuutta. Jos lantakuoriaiset näyttäisivät reagoivan tuulella paremmin, koetta voisi jatkaa muuntelemalla tuulen voimakkuuden lisäksi alussa suunniteltuja lannan etäisyyttä ja määrää.

6. YHTEENVETO

Hajuaisti, vaihtelevat lentotaktiikat ja oikea yhdistelmä hajuja näyttäisivät tutkimukseni perusteella ohjaavan lantakuoriaisia lannalle. Näköaistilla taas ei kokeitteni perusteella ole merkitystä lannan löytymisen kannalta. Tehokas resurssin paikantaminen onnistuu, kun kuoriainen pystyy seuraamaan hajujälkeä taidokkaasti. Lähestymistaktiikat vaihtelevat mahdollisesti lajeittain tai osin jopa lajin sisällä. Kuoriaiset käyttävät lannan paikallistamiseen ja valintaan luultavasti useamman kemikaalin yhdistelmää ja butaanihappo on lupaava ehdokaskomponentti. Oikeiden kemikaalien löytämiseksi tarvittaisiin lisätutkimuksia luonnossa kuoppa-ansoilla sekä mahdollisesti elektrofysiologisia kokeita, joilla eri kemikaalien aikaansaamia vasteita voitaisiin mitata suoraan kuoriaisen antenneista.

7. KIITOKSET

Tahdon kiittää Tomas Roslinia ja Kristian Donneria ansiokkaasta ja inspiroivasta ohjauksesta. Erityiskiitos kuuluu Tomakselle, jonka antaumuksellista ohjausta kadehdittiin muita tiedekuntia myöten. Lämmin kiitos kuuluu myös vanhemmilleni ja koko perheelleni monenlaisesta avusta ja tuesta, jota ilman työni ei varmasti olisi vielä kansissa. Lisäksi tahdon kiittää Samppa Hyrkästä avusta Ahvenanmaan kaivauksilla, Ole ja Tarja Blomqvistia (Östergårds B&B), jotka ystävällisesti antoivat minun hakea kuoriaisia pelloiltaan, Matti Leskistä neuvoista tuulen mittaamisessa, Frank Krelliä tärkeistä viitevinkeistä, Stephen Venniä avusta maakiitäjien tunnistamisessa, Saskya Van Nouhuysia neuvoista lennätyshäkin kanssa sekä näyttöiden keruusta, Juha Suomea ystävällisistä neuvoista Viikin lehmien ja laidunten kanssa, Riitta Suorantaa avusta ja neuvoista kemikaalien kanssa, Anja Veinasta ja Jenni Nykästä Jyväskylän yliopistosta hajuanalyysin suorittamisesta, Veli-Matti Mukkalaa skatolista ja vinkeistä, Physicumin vahtimestareita avusta käytäväkokeissa, Heidi Viljasta neuvoista pyydysten kanssa, Merlintreksiä innovatiivisesta kamerajalustasta sekä ikkunapyydyksistä ja lopuksi kaikkia rakkaita ystäviäni, joiden tuki ja kyky saada ajatukseni kääntymään myös gradun ulkopuoliseen elämään ovat olleet korvaamattomia sekä Taivaan Isää, joka on varmasti hymyillyt edesottamuksilleni viimeisen vuoden aikana useammin kuin kerran.

8. VIITELUETTELO

- Al-Houty**, W., Al-Musalam, F. 1997. Dung preference of the dung beetle *Scarabaeus cristatus* Fab (Coleoptera-Scarabaeidae) from Kuwait. *Journal of Arid Environments* 35: 511–516.
- Angioy**, A.M., Desogus, A., Barbarossa, I.T., Anderson, P., Hansson, B.S. 2003. Extreme Sensitivity in an Olfactory System. *Chemical Senses* 28: 279-284.
- Baker**, T. C. Haynes, K. F. 1987. Manoeuvres by flying male oriental fruit moths to relocate a sex pheromone plume in an experimentally shifted wind-field. *Physiological Entomology* 12: 263-279.
- Barata**, E. N., Mustaparta, H., Pickett, J. A., Wadhams, L.J., Araujo, J. 2002. Encoding of host and non-host plant odours by receptor neurones in the eucalyptus woodborer, *Phoracantha semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Comparative Physiology A* 188: 121–133.
- Bell**, W. J. 1985. Sources of information controlling motor patterns in arthropod local search orientation. *Journal of Insect Physiology* Vol. 31. No 11: 837-847.
- Bradbury**, J. W., Vehrencamp, S. L. 1998. Principles of animal communication. Sinauer Associates, Inc. Canada. 882 p.
- Brühl**, C., Krell, F.-T. 2003. Finding a Rare Resource: Bornean Scarabaeoidea (Coleoptera) Attracted by Defensive Secretions of Diplopoda. *The Coleopterists Bulletin* 57(1): 51-55.
- Carpaneto**, G. M., Mazziotta, A., Piattella, E. 2005. Changes in food resources and conservation of scarab beetles: from sheep to dog dung in a green urban area of Rome (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Biological Conservation* 123: 547–556

- Cunningham**, J. P., Moore, C. J., Zalucki, M. P., Cribb, B. W. 2006. Insect odour perception: recognition of odour components by flower foraging moths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273(1597): 2035 – 2040.
- Davis**, A. L. V., Scholtz, C. H. 2001. Historical vs. Ecological factors influencing global patterns of scarabaeine dung beetle diversity. *Diversity and Distributions* 7: 161-174.
- Dormont**, L., Epinat, G., Lumaret, J.-P. 2004. Trophic Preferences Mediated by Olfactory Cues in Dung Beetles Colonizing Cattle and Horse Dung. *Environmental Entomology* 33(2): 370-377.
- Dusenbery**, D. B. 1992 Sensory ecology: how organisms acquire and respond to information. W.H. Freeman and Company, USA.
- Finn**, J. A., Giller, P. S. 2002. Experimental investigations of colonisation by north temperate dung beetles of different types of domestic herbivore dung. *Applied Soil Ecology* 20: 1–13.
- Fox**, A.N., Pitts, R.J., Zwiebel, L. J. 2002. A Cluster of Candidate Odorant Receptors from the Malaria Vector Mosquito, *Anopheles gambiae*. *Chemical Senses* 27: 453-459.
- Gäde**, G., Auerswald, L. 2002. Beetles' choice—proline for energy output: control by AKHs. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* 132: 117–129.
- Getz**, W.M., Lutz, A. 1999. A Neural Model of General Olfactory Coding in the Insect Antennal Lobe. *Chemical Senses* 24: 351-372.
- Gittings**, T., Giller, P.S., 1998. Resource quality and the colonisation and succession of coprophagous dung beetles. *Ecography* 21: 581–592.

Halffter, G., Matthews, E.G. 1966. The Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae), *Folia Entomologica Mexicana* 12-14: 1-312.

Hanski, I. 1987. Nutritional ecology of dung- and carrionfeeding insects. – Kirjassa: Slansky, F., Jr. ja Rodrigues, J. G.(eds), Nutritional ecology of insects, mites and spiders. John Wiley and Sons, pp. 837–884.

Hanski, I. 1990. Dung and carrion insects. – Kirjassa: Shorrocks, B. ja Swingland, I. R. (Eds.), Living in a patchy environment. Oxford University Press, pp. 127–146.

Hanski, I., Cambefort, Y. (Eds.) 1991. Dung beetle ecology. Princeton University Press, Princeton, NJ. 481 p.

Hanski, I., Saastamoinen, M., Ovaskainen, O. 2006. Dispersal-related life-history trade-offs in a butterfly metapopulation. *Journal of Animal Ecology*, 75: 91–100.

Hansson, B.S. (Ed.) 1999 Insect olfaction. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 457 pp.

Hartlieb, E., Anderson P. 1999. Olfactory-Released Behaviours- Kirjassa: Hansson, B.S. (Ed.) Insect olfaction. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp 315-349.

Hata, K., Edmonds, W. D. 1983. Structure and function of the mandibles of adult dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, Vol 12, Issue 1: 1-12.

Heikura, I. 2005. Hyönteinen haistaa herkästi. *Tiede* 5: 44–45.

Huotari, M. 2004. Odour sensing by insect olfactory receptor neurons: measurements of odours based on action potential analysis. Väitöskirja. Tekniikan osasto, Oulun yliopisto, Oulu.

Huotari, M., Mela, M. 1995. The blowfly olfactory biosensor: its sensitivity and specificity. The 8th International Conference on Solid-State Sensors and Actuators, and Eurosensors IX Stockholm, Sweden. pp 450- 465.

Hyvärinen, E., Kouki, J., Martikainen, P., Lappalainen, H. 2005. Short-term effects of controlled burning and green-tree retention on beetle (Coleoptera) assemblages in managed boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 212: 315–332.

Inouchi, J., Shibuya, T., Hatanaka, T. 1988. Food Odor Responses of Single Antennal Olfactory Cells in the Japanese Dung Beetle, *Geotrupes auratus* (Coleoptera: Geotrupidae). *Appl. Ent. Zool.* 23 (2) : 167-174.

Inouchi, J., Shibuya, T., Matsuzaki, O., Hatanaka, T. 1987. Distribution and fine structure of antennal olfactory sensilla in Japanese dung beetles, *Geotrupes auratus* Mtos. (Coleoptera : Geotrupidae) and *Copris pecuarius* Lew. (Coleoptera : Scarabaeidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, Vol 16, Issue 2: 177-187.

Jacquin-Joly, E., Merlin, C. 2004. Insect olfactory receptors: contributions of molecular biology to chemical ecology. *Journal of Chemical Ecology* 30, 2359-97.

Karg, G., Suckling, M. 1999. Applied Aspects of Insect Olfaction- Kirjassa: Hansson, B.S. (Ed.) Insect olfaction. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp 352-377.

Koivulehto, H. 2004. Madagascar's dung beetles- rain forest species avoid open areas. Pro gradu- tutkielma, Helsingin yliopisto.

Keil, T. A. 1999. Morphology and Development of the Peripheral Olfactory Organs. Kirjassa: Hansson, B.S. (Ed.) Insect olfaction. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp 5-47.

Kennedy, J. S. 1983. Zigzagging and casting as a programmed response to wind-borne odour: a review. *Physiological Entomology* 8: 109-120.

Krell, F.-T. 2004. East African dung beetles (Scarabaeidae) attracted by defensive secretions of millipedes. *Journal of East African Natural History*, 93 : 69-73.

Krell, F.-T., Krämer, F. 1998. Research note: Chemical attraction of crab spiders (*Araneae thomisidae*) to a flower fragrance component. *The Journal of Arachnology* 26: 117-119.

Krell, F.-T., Schmitt, T., Linsemair, K.E. 1999. The rhinoceros beetle *Cyphonistes tuberculifrons* Quedenfeldt 1884 attracted by quinones (Coleoptera Scarabaeidae Dynastinae): primary olfactory attraction of a saprophagous beetle by its source of food? *Tropical Zoology* 12: 297-308.

Krell-Westerwalbesloh, S., Krell, F.-T., Linsenmair, K.E., 2004. Diel separation of Afrotropical dung beetle guilds—avoiding competition and neglecting resources (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Natural History* 38, 2225–2249.

Landin, B.-O. 1957. Fam. Scarabaeidae. Skalbaggas, Coleoptera. Bladhorningar, Lamellicornia. Svensk insektfauna 9. Entomologiska Föreningen i Stockholm, Stockholm.

Landin, B.-O. 1961. Ecological studies on dung-beetles (Col. Scarabaeidae). Opuscula Entomologica. Suppl. 19: 1-228.

Laska, M., Galizia, C.G., Giurfa, M., Menzel, R. 1999. Olfactory Discrimination Ability and Odor Structure-Activity Relationships in Honeybees. *Chemical Senses* 24: 429-438.

Losey, J. E., Vaughnan, M. 2006. The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *BioScience* Vol. 56, No. 4: 311-323.

Martikainen, P., Kaila, L. 2004. Sampling saproxylic beetles: lessons from a 10-year monitoring study. *Biological Conservation* 120: 171–181.

Merlintreks. 2005. <http://www.merlintreks.com/>

Minor, A. V., Kaissling, K. E. 2003. Cell responses to single pheromone molecules may reflect the activation kinetics of olfactory receptor molecules. *Journal of Comparative Physiology A* 189: 221–230.

Mustaparta, H. 2002. Encoding of plant odour information in insects: peripheral and central mechanisms. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 104: 1–13

Mustaparta, H., Masson, C. 1990. Chemical Information Processing in the Olfactory System of Insects. *Physiological Reviews* Vol. 70, No. 1: 199-214.

Nikonov, A.A., Peng, G., Tsurupa, G., Leal, W.S. 2002. Unisex Pheromone Detectors and Pheromone-Binding Proteins in Scarab Beetles. *Chemical Senses* 27: 495-504.

Plettner, E. 2002. Insect Pheromone Olfaction: New Targets for the Design of Species-Selective Pest Control Agents. *Current Medicinal Chemistry*, 9: 1075–1085.

Ranta, E., Rita, H., Kouki, J. 1997. Biometria- tilastotiedettä ekologeille, 6. painos, Yliopistopaino, Helsinki.

Renou, M., Tauban, D., Morin, J.-P. 1998. Structure and function of antennal pore plate sensilla of *Oryctes Rhinoceros* (L.) (Coleoptera: Dynastidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* Vol 16, No. 3, 227-233.

Roslin, T. 1999. Spatial ecology of dung beetles. Väitöskirja, Helsingin yliopisto, Helsinki. 25 p.

- Roslin**, T. 2000. Dung beetle movements at two spatial scales. *Oikos* 91: 323-335.
- Roslin**, T., Heliövaara, K. 2007. Suomen lantakuoriaiset. Yliopistopaino, painossa.
- Roslin**, T., Pitkänen, M. 2001. Kovakuoriaisia lehmänläjässä. *Luonnon Tutkija* 4: 120–127.
- Rospars**, J.-P., Krivan, V., Lánsky, P. 2000. Perireceptor and Receptor Events in Olfaction. Comparison of Concentration and Flux Detectors: a Modeling Study. *Chemical Senses* 25: 293-311.
- Rützler**, M. & Zwiebel, L.J. (2005). Molecular Biology of Insect Olfaction: Recent Progress and Conceptual Models. *Journal of Comparative Physiology A* 191: 777–790.
- Schmitt**, T., Krell, F.-T., Linsemair, K. E. 2004. Quinone mixture as attractant for necrophagous dung beetles specialized on dead millipedes. *Journal of Chemical Ecology*, Vol 30, No. 4.
- Silfverberg**, H. 2004. Enumeratio nova Coleopterorum Fennoscandiae, Daniae et Baltiae. *Sahlbergia* 9:1–111.
- Slansky**, F. Jr., Rodriguez, J.G. (Eds.) 1987. Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates. John Wiley & Sons, New York.
- Stengl**, M., Ziegelberger, G., Boekhoff, I., Krieger, J. 1999. Perireceptor Events and Transduction Mechanisms in Insect Olfaction. Kirjassa: Hansson, B.S. (Ed.) Insect olfaction. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp 49-66.
- Telkänranta**, H. 2006. Mistä tietää, että eläimeen sattuu? *Tiede* 5: 42-46.

Tirri, R., Lehtonen, J., Lemmetyinen, R., Pihakaski, S., Portin, P. 2001. Biologian sanakirja. Otavan Kirjapaino Oy, Keuruu.

Valtion säädöstietopankki, www.finlex.fi

Viljanen, H. 2004. Diet specialization among endemic forest dung beetles in Madagascar. Pro gradu- tutkielma, Helsingin yliopisto.

Warrant, E. J. 1999. Seeing better at night: life style, eye design and the optimum strategy of spatial and temporal summation. *Vision Research* 39: 1611–1630.

Warrant, E. J., McIntyre, P. D. 1990. Screening pigment, aperture and sensitivity in the dung beetle superposition eye. *Journal of Comparative Physiology A*, 167: 805-815.

Willis, M. A. 2005. Odor-modulated Navigation in Insects and Artificial Systems. *Chemical Senses* 30 (suppl 1): 1287–1288.